

Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie
und -Embryologie des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin

Licht- und elektronenoptische
Untersuchungen zur pränatalen
Gonadenentwicklung beim Haushuhn
(*Gallus domesticus*)

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung des Grades
eines Doktors der Veterinärmedizin
an der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Friedrich Gilbert Schmidt
aus Gießen

Berlin 1975
Journal-Nr. 867

1976
—
—

Digitized by the Internet Archive
in 2026

Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie
und -Embryologie des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin

**Licht- und elektronenoptische
Untersuchungen zur pränatalen
Gonadenentwicklung beim Haushuhn
(Gallus domesticus)**

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung des Grades
eines Doktors der Veterinärmedizin
an der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Friedrich Gilbert Schmidt
aus Gießen

Berlin 1975
Journal-Nr. 867

Gedruckt mit Genehmigung
des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin

Vorsitzender des Fachbereichsrates: Prof. Dr. H. Loppnow

Referent: Prof. Dr. K.-D. Budras

Korreferent: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Renk



Tag der Promotion: 26. 4. 1976

Druck: D. Gräbner, 8600 Bamberg, Hornthalstr. 5

Meinen Eltern

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	1
II. Material und Methode	1
III. Literatur	3
IV. Befunde	8
 A. Die indifferente Gonadenanlage	8
<u>Nach 4 Bebrütungstagen</u>	8
Das Keimepithel	9
Die Urkeimzellen	10
Das subepitheliale Mesenchym	11
<u>Nach 4 1/2 Bebrütungstagen</u>	11
Die Basalzellen des Keimepithels	11
Die 1. Proliferation des Keimepithels	12
Die Urkeimzellen	15
<u>Nach 5 Bebrütungstagen</u>	15
Das Keimepithel	15
Die 1. Proliferation	15
Die Urkeimzellen	16
<u>Nach 6 Bebrütungstagen</u>	16
Im Keimepithel	17
Die 1. Proliferation	17
An den Urkeimzellen	17
 B. Die Gonadenanlage nach der Geschlechtsdifferenzierung .	17
1. <u>Die Geschlechtsdifferenzierung</u>	18
a) Die Markstranglakunen	18
b) Die geschlechtsspezifische Keimepithelhöhe	19
c) Der Zeitpunkt der Ablösung	19
d) Die geschlechtsspezifische Verteilung der Urkeimzellen	21
e) Eine intensive Anastomosierung der Stränge der	
1. Proliferation	22
f) Die 2. Proliferation des Keimepithels	22
2. <u>Das Rete testis und das Rete ovarii</u>	25

3. <u>Die Zwischenzellen des Hodens und des Ovars</u>	27
a) Im Ovarmark	27
b) Im Hoden	28

V. Diskussion	29
---------------------	----

1. <u>Die Histiogenese der Gonaden</u>	29
Im Keimepithel	29
Die Basalmembran des Keimepithels	30
Die Urkeimzellen	31
Die 1. und die 2. Proliferation	32
Für die Geschlechtsdifferenzierung	38

2. <u>Die Geschlechtshomologie der Gonadenanteile</u>	39
Die Tunica albuginea testis und Tunica albuginea ovarii	40
Die Tubuli seminiferi testis und die Eifollikel	40
Die testikulären Zwischenzellen	42
Für die epitheliogenen ovariellen Zwischenzellen	42
Rete testis und Rete ovarii	43

VI. Zusammenfassung	45
Abbildungen	51
Literatur	82

I. Einleitung

Über die Entwicklung der Gonaden, besonders ihrer frühen Entwicklungsstadien, liegen sehr widersprüchliche Literaturangaben vor. Das ist zum großen Teil auf die Schwierigkeiten bei der Gewebsdiagnose zurückzuführen, wie sie bei der Herkunftsbestimmung und Abgrenzung verschiedener Blasteme auftreten. Erst kürzlich konnten BUDRAS/SAUER (1975a) die Literaturstellen über die Genese von Rete testis und Rete ovarii (aus dem als "Urogenitalverbindung" angesprochenen Gewebe) widerlegen, was zur vorliegenden elektronenoptischen Überprüfung der pränatalen Gonadenentwicklung anregte. Es war ein Hauptanliegen meiner Untersuchung, die Genese, Herkunft und Bedeutung des in der Literatur als "Urogenitalverbindung" fehlgedeuteten mesenchymähnlichen Gewebes abzuklären und die früheste Entwicklung von Rete testis und Rete ovarii zu beschreiben. Die erhobenen Befunde sollen auch zur allfälligen Korrektur der Homologisierung der Gonadenanteile beider Geschlechter herangezogen werden. Die zahlreichen diesbezüglichen Widersprüche und Fehldeutungen erklären sich aus den oben genannten Schwierigkeiten bei der Diagnose, Abgrenzung und Herkunftsbestimmung der verschiedenen Gewebe, die durch die vorliegende elektronenoptische Untersuchung ausgeräumt werden konnten.

II. Material und Methode

Die Untersuchung wurde mit licht- und elektronenmikroskopischen Methoden an 109 Hühnerembryonen verschiedener Entwicklungsstufen durchgeführt. Hierfür wurden Eier der Haushuhnrasse Weißes Leghorn bei 39° C künstlich bebrütet. Diese Vereinheitlichung berechtigt, auf individuelle morphologische Unterschiede einzugehen. Bis zum 16. Bebrütungstag wurden am Ende eines jeden Tages und zusätzlich nach dreieinhalb und viereinhalb Bebrütungstagen jeweils

parate von älteren Embryonen und von Küken wurden mir freundlicherweise von Herrn Professor Budras und Herrn Dr. Sauer zur Verfügung gestellt. Daneben wurden mir noch mikroskopische Schnitte von 12 Eintagsküken, die im Zusammenhang mit der Untersuchung von BUDRAS/HILDEBRAND (1974) 10 Tage lang mit Gonadotropin experimentell stimuliert worden waren (Dosierung täglich 6 IE HCG und 12 IE PMS der Firma Schering), zur Untersuchung überlassen.

Zur Gewinnung des Embryo wurde die Eischale am stumpfen Eipol über der Luftkammer durchbrochen und dieser mit einem Porzellanlöffelchen entnommen. Es erwies sich als zweckmäßig, die jüngeren Embryonen bis einschließlich 5. Bebrütungstag in toto in 2,5 %igem Glutaraldehyd zu fixieren und nach Abtrennung der kranialen Körperhälfte einzubetten. Ab 6. Bebrütungstag wurden die Embryonen in ein flaches Glasschälchen mit ausgegossenem Paraffinboden gebracht und in Rückenlage mit Igelstacheln befestigt. Nach vorsichtiger Eröffnung der Leibeshöhle wurde mit einer Mikropipette 2,5 %iges cocadylatgepuffertes Glutaraldehyd eingebracht. Unter der Binokularlupe wurde der größte Teil der Darmanlage mit einer Mikroschere entfernt, worauf beide Gonadenanlagen mit dem angrenzenden Urnierenbereich getrennt entnommen wurden. Die Immersions-Vorfixierung erfolgte nach ITO-KARNOVSKY (1968). Nach zweistündiger Nachfixierung in 1 %iger Osmiumsäure wurden die Präparate durch Alkohol entwässert und in Epon eingebettet.

Semidünnschnitte von etwa 1 μ m Dicke wurden mit einer 3 %igen Toluidinblaulösung gefärbt. Ultradünnschnitte wurden mit Bleicitrat nach VENABLE/GOGGESHALL (1968) nachkontrastiert. Die elektronenoptischen Aufnahmen wurden mit einem Siemens-Elmiskop Ia hergestellt.

Zusätzliche, nach der herkömmlichen histologischen Präparationstechnik hergestellte Schnitte erwiesen sich wegen der allzu starken artifiziellen Veränderung als wenig brauchbar und wurden nicht zur Befunderhebung herangezogen.

III. Literatur

Die älteste Untersuchung über die Entwicklung der Gonaden des Vogelembryo stammt von RATHKE (1824). In Übereinstimmung mit nachfolgenden Untersuchungen nennt er als Entstehungsort die mediale Seite der Urnierenwülste, wo der Zölomepithelüberzug der Urniere auf das Mesenterium übergeht. Die am 3. Bebrütungstag beginnende Erhöhung der Zölomepithelzellen zum Keimepithel (KUMERLOEVE, 1954) und die hier erfolgende Einwanderung von Urkeimzellen kennzeichnen nach allgemeiner Auffassung den Beginn der Gonadenentwicklung.

Die Urkeimzellen wurden beim Vogelembryo erstmals von BORN-HAUPT (1867) und WALDEYER (1870) im Keimepithel beobachtet. Dabei gibt WALDEYER (1870) das Keimepithel irrtümlich als ihren Entstehungsort an, was SEMON (1887) und v. BERENBERG-GOSSLER (1914) durch die Beschreibung von angeblichen Übergangsformen zwischen Keimepithelzellen und Urkeimzellen noch erhärten. Eine extragonadale Entstehung vermuteten HOFFMANN (1893), NUSSBAUM (1901), RUBASCHKIN (1907) und TSCHASCHIN (1910) durch den Nachweis von Urkeimzellen im Zölomepithel und im darunter gelegenen Mesenchym von zweitägigen Embryonen, die noch kein Keimepithel besitzen. Diese Vermutung bestätigen REAGAN (1916), BENOIT (1930), WILLIER (1937), DANTSCHAKOFF (1941) und SIMON (1957). Die Urkeimzellen entstehen nach DANTSCHAKOFF (1908/1931) und SWIFT (1915/16) um die 18. Bebrütungsstunde in der im Kopfbereich gelegenen Keimsichel. Sie gelangen nach SWIFT (1914) um die

33. Bebrütungsstunde amöboid in die Blutbahn. VENSKE (1954) sah sie bereits nach der 16. Bebrütungsstunde im Blutkreislaufsystem, das sie um die 45. Bebrütungsstunde begünstigt wegen "besonderer Gefäß- und Zirkulationsverhältnisse" (DANTSCHAKOFF, 1941), durch amöboide, chemotaktisch gelenkte Wanderung im Gebiet der späteren Keimleiste wieder verlassen. Hier werden sie von DANTSCHAKOFF (1941) nach 2 1/2 Bebrütungstagen im Zölomepithel sowie im darunterliegenden Mesenchym beobachtet. Im Keimepithel wurden sie nach 3 Bebrütungstagen (PRENANT, 1889; HADJIOLOFF/ANASTASSOVA-KRISTEVA, 1962; SWARTZ/DOMM, 1972) bzw. 4 Bebrütungstagen (SEMON, 1887; KUMERLOEVE, 1954) angetroffen.

Das Keimepithel entsteht nach übereinstimmenden Angaben der Literatur am 3. Bebrütungstag. Es ist am 4. Bebrütungstag nach LILLIE (1919) und VENSKE (1954) noch einschichtig, während DANTSCHAKOFF (1941) und de SIMONE-SANTORO (1969) Mehrschichtigkeit angeben.

Die sogenannte "Urogenitalverbindung", als frühe Anlage des Rete testis bzw. der damit angeblich homologen Markstranglakunen des weiblichen Embryo (WITSCHI, 1956; STAHL/CARLON, 1973) entsteht nach FIRKET (1914) und DANTSCHAKOFF (1941) zunächst als "dichtes subepitheliales Markgewebe", das wenig später "epitheloide Stränge" erkennen läßt. Über die Genese der "Urogenitalverbindung" gibt es sehr unterschiedliche Auffassungen. Die älteren Autoren (WALDEYER, 1870; SCHMIEGELOW, 1882; v. MIHALKOVIČS, 1885; SEMON, 1887; HOFFMANN, 1893) und für die neuere Zeit RUGH (1964) beschreiben die "Urogenitalverbindung" als epitheliale Aussprossung aus den Urnierentubuli bzw. aus den Bowmanschen Kapseln. Nach BALINSKY (1970) stellt das Rete testis eine Aussprossung aus der Anlage der Tubuli seminiferi dar und besteht aus modifizierten Sertolizellen. SWIFT (1915), VENSKE (1954), WITSCHI (1956), BISHOP-

CALAME (1966) und STAHL/CARLON (1973) beschreiben die Entstehung einer mesenchymogenen "Urogenitalverbindung" bei 5tägigen Embryonen. DANTSCHAKOFF (1941) kann nicht entscheiden, ob es sich bei dem genannten subepithelialen Gewebe wirklich um die mesenchymogene Anlage einer "Urogenitalverbindung" oder um die Anlage des Nebenieren-Interrenalgewebes oder schließlich um eine epitheliale Aussprossung aus dem Keimepithel und damit bereits um die 1. Proliferation handelt. Nach BUDRAS/SAUER (1975 a) entsteht das Rete testis erst in der 2. Hälfte der Bebrütungszeit durch Transformation von Mesenchymzellen zu epitheloiden Reteblastenzellen, die sich schließlich zu Rete-Epithelzellen umwandeln. Die Stränge der 1. Proliferation sollen nach FIRKET (1914) die "Urogenitalverbindung" vor sich herschieben und somit gegen den Hilus der Gonadenanlage drücken. Am 8. Bebrütungstag sollen diese beiden Strukturen nach STAHL/CARLON (1973) nahtlos ineinander übergehen. Die "Urogenitalverbindung" nimmt nach VENSKE (1954) bereits nach 5 1/2 Bebrütungstagen Verbindung zu den Bowmanschen Kapseln der Urniere auf.

Die Stränge der 1. Keimepithel-Proliferation als Anlage der Tubuli seminiferi bzw. der ovariellen Markstränge einschließlich der ovariellen epitheliogenen Zwischenzellen (BUDRAS/PREUSS, 1973) und - entgegen WITSCHI (1956) und STAHL/CARLON (1973) - auch der Markstranglakunen erscheinen nach BORNHAUPT (1867) am Anfang des 5. Bebrütungstages. FIRKET (1914), SWIFT (1916), VENSKE (1954) und STAHL/CARLON (1973) sahen sie 12 Stunden später. WALDEYER (1870) und in jüngerer Zeit auch WITSCHI (1956) bestreiten eine Proliferation aus dem Keimepithel. Sie sehen das unter dem Keimepithel gelegene epitheloide Gewebe als Aussprossung aus der Urniere (WALDEYER, 1870) bzw. aus der Urnierenanlage (WITSCHI, 1956) an. Auch nach BLOCKER (1933), der seine Untersuchungen an Embryonen des

Haussperlings durchführte, findet keine Proliferation aus dem Keimepithel statt, sondern die epitheloiden Stränge differenzieren sich aus dichtem subepitheliale Mesenchym. Die inzwischen allgemein anerkannte Proliferation aus dem Keimepithel erfolgt nach JANOSIK (1885) an Keimepithelstellen mit eingelagerten Urkeimzellen, die gemeinsam mit den Keimepithelzellen in den Strängen der 1. Proliferation in die Tiefe der Gonadenanlage gelangen. Die 1. Proliferation des Keimepithels erfolgt nach STAHL/CARLON (1973) auf breiter Front und soll durch die Auflösung der Basalmembran des Keimepithels ermöglicht werden. Die Umrisse der 1. Proliferation sind undeutlich, da angeblich nirgendwo eine Basalmembran ausgebildet ist. Erst nach 7 1/2 Bebrütungstagen sollen sich basalmembranumgrenzte Stränge als Anlagen der Tubuli seminiferi bzw. der Markstranglakunen herausbilden und Verbindung zu den keimepithelseitigen Enden der "primitiven mesenchymalen Markstränge" ("Urogenitalverbindung" der anderen Autoren) aufnehmen. Die Beendigung der 1. Proliferation und die Ablösung der Proliferationsstränge vom Keimepithel erfolgt bei beiden Geschlechtern zu unterschiedlichen Zeiten. Sie ist bei weiblichen Embryonen nach FIRKET (1914), SWIFT (1916) und VENSKE (1954) am 7. Bebrütungstag und beim männlichen Geschlecht erst am 9. Bebrütungstag beendet. Die Beendigung der 1. Proliferation erfolgt nach BRODE (1928), WILLIER (1939), HAMILTON (1952) und ROMANOFF (1960) durch die Ausbildung der unter dem Keimepithel gelegenen "primären Tunica albuginea", wodurch die Epithelstränge der 1. Proliferation vom Keimepithel abgedrängt werden.

Für die Geschlechtsdifferenzierung, die nach übereinstimmenden Literaturangaben frühestens nach 6 1/2 Bebrütungstagen möglich ist, werden neben dem oben genannten geschlechtsabhängigen Zeitpunkt der

Beendigung der 1. Proliferation des Keimepithels noch weitere Kriterien genannt. Charakteristisch für das weibliche Geschlecht sind nach 6 1/2 Bebrütungstagen das vergleichsweise höhere Keimepithel (SWIFT, 1916; STAHL/CARLON, 1973), das Auftreten von Markstranglakunen nach 6 1/2 Bebrütungstagen (STAHL/CARLON, 1973), die am 7. Bebrütungstag erkennbaren Größenunterschiede¹⁾ zwischen rechter und linker Gonade (WALDEYER, 1870; GANFINI, 1909; GREENWOOD, 1925) und die bevorzugte Lage der Urkeimzellen im Keimepithel. Dagegen liegen bei männlichen Emoryonen die Urkeimzellen vornehmlich in den Strängen der 1. Proliferation (HOFFMANN, 1893; SWIFT, 1914; BISHOP-CALAME, 1966).

Die 2. Keimepithelproliferation, die beim Säugetier zuerst von PFLÜGER (1863) beschrieben wurde, setzt nach übereinstimmenden Literaturangaben nur am linken Ovar des 9tägigen Vogelembryo ein. Lediglich BLOCKER (1933) streitet eine 2. Proliferation für den Haussperling ab. Im Gegensatz zur 1. Proliferation sind die Pflügerschen Schläuche der 2. Proliferation nach BORNHAUPT (1867) und WALDEYER (1870) bereits von Anfang an durch eine umgebende Basalmembran und durch lockeres Bindegewebe leicht voneinander zu unterscheiden. Dagegen beschreiben BRAMBELL (1927) und HARGITT (1930) auch zu Anfang der 2. Proliferation einen undeutlich konturierten epitheloiden Kern. Von den Anteilen der Pflügerschen Schläuche stellen die Urkeimzellen unbestreitbar die Quelle für die Eizellen- bzw. für die Samenzellenentwicklung dar, und die Keimepithelzellen werden als Mutterboden für die Granulosa-Epithelzellen bzw. die Sertolizellen aufgefaßt. Lediglich GROPP/OHNO (1966) beschreiben für

1) Die Größenunterschiede zwischen beiden Gonaden bestehen nicht für Papageienartige sowie für einige Greifvogelarten, die zeitlebens zwei annähernd gleich große Ovarien besitzen (GUNN, 1912; STIEVE, 1924).

Säugetiere und HUGES (1963) für die Vögel eine bindegewebige Herkunft der Granulosa-Epithelzellen, was auch WITSCHI (1951) für möglich hält. Schon am 11. Bebrütungstag (HAMILTON, 1952) bzw. am 14. Bebrütungstag soll nach WILLIER (1939) und ROMANOFF (1960) die 2. Proliferation durch die Ablösung der Pflügerschen Schläuche vom Keimepithel als Folge der Ausbildung einer "sekundären Tunica albuginea" beendet sein. Nach DANTSCHAKOFF (1941) geschieht dies durch die Aufeinanderfolge mehrerer Stranggenerationen.

Die mesenchymalen Gonadenanteile liefern nach Übereinstimmenden Literaturstellen die Tunica albuginea von Hoden und Ovar, das Eierstocks- bzw. Hodeninterstitium mit mesenchymogenen ovariellen²⁾ bzw. testikulären Zwischenzellen (BUDRAS/HILDEBRAND, 1974).

IV. Befunde

A. Die indifferente Gonadenanlage

Nach 4 Bebrütungstagen ist die Gonadenanlage an der medialen Seite der Urniere ausgebildet. Hier, im Bereich des Zölmowinkels, wo der Zölmüberzug der Urniere auf das Mesenterium übertritt, ist das hochprismatische Keimepithel mit darin befindlichen Urkeimzellen (Gonocytus primordialis) erkennbar. (Abb.1 c). Zum Keimepithel

²⁾ Für die ovariellen Zwischenzellen gibt es daneben noch eine epitheliale Genese aus den Marksträngen bzw. Markstranglakunen (BUDRAS/PREUSS, 1973) und aus Zellen der Urnierenüberbleibsel (BUDRAS, 1972). Die Urnierenüberbleibsel in der Gestalt von Epophoron-Querkanälchen bzw. Ductuli aberrantes des Nebenhodens wandeln sich bei der Henne nach der Geschlechtsreife im Ovar zu epophorogenen interstitiellen Knötchen und in der Nebennierenkapsel zu akzessorischen epophorogenen interrenalen Knötchen um, was beim männlichen Geschlecht als Folge der Kastration in der Nebennierenkapsel zur Bildung von Noduli epididymidis führt (BUDRAS/SAUER, 1975 b).

hat sich der lateral am Zölomwinkel gelegene Zölomüberzug der Urniere durch Epithelerhöhung differenziert. Individuell unterschiedlich können auch das Epithel des Zölomwinkels selbst (Abb.1 c), und selten auch bis ca. 50 μ m lange Abschnitte des Mesenterialüberzuges zum Keimepithel mit darin gelegenen Urkeimzellen erhöht sein. Das ist jedoch in Übereinstimmung mit WILLIER (1939) nur vorübergehend der Fall, und ab 5. Bebrütungstag liegt die Gonadenanlage nur lateral des Zölomwinkels. Eine leistenförmige Vorwölbung der Gonadenanlage in die Zölomhöhle konnte nur in einem Fall durch die Vorwölbung des subepithelialen Mesenchyms beobachtet werden, was GREENWOOD (1925), VENKSE (1954) und BISHOP-CALAME (1966) als Norm angeben.

Das Keimepithel (Abb.1 c) ist in Übereinstimmung mit PELLINIEMI (1975) einschichtig und wird auch in späteren Entwicklungsstadien nicht mehrschichtig, sondern ist nur schein geschichtet. Es besteht aus hochprismatischen Zellen sowie aus polygonalen, eher kubischen Basalzellen, die auf der linken Körperseite etwa doppelt so häufig sind wie rechts.

Die hochprismatischen Keimepithelzellen (Abb.3, vom 5. Bebrütungstag) grenzen an die Zölomhöhle und sind durch ein apikales Schlußleistennetz und einen supranuklearen Golgiapparat deutlich bipolar differenziert. Die polygonalen Basalzellen des Keimepithels (Abb.3 und 4 a) erreichen die Zölomhöhle nicht und lassen keine bipolare Gliederung erkennen. Sie besitzen auffallend viele Polyribosomen und demzufolge eine intensive Färbbarkeit. Beide Zelltypen strahlen mit basalen, unregelmäßig geformten Zellausläufern ins unterlagernde Mesenchym ein, oder sie "umarmen" basal gelegene Urkeimzellen, was auch ZAMBONI/MERCHANT (1973) bei Säugetieren beobachtet haben (Abb.1 c).

Die 1. Proliferation des Keimepithels beginnt bei individuell unterschiedlicher Ausprägung auf der linken Körperseite bereits an wenigen Stellen, die im Vergleich zur Umgebung besonders weit entwickelt sind. Durch starke Vermehrung der hier 2 - 3schichtig angeordneten Basalzellen des Keimepithels ragen konus- oder stummelförmige Epithelfortsätze ins subepitheliale Mesenchym, die den Beginn der 1. Proliferation des Keimepithels andeuten (Abb.1 c). Das Keimepithel besitzt nur an wenigen Stellen eine diskontinuierliche sehr schwache Basalmembran, die erst im Bereich der allmählichen Epithelabflachung am Übergang zum Zölomepithel zu einem undeutlich erkennbaren Kontinuum wird.

Die Urkeimzellen (Abb.1 c und 2 b sowie Abb.5, vom 5. Bebrütungstag) werden im Keimepithel und seltener im unterlagernden Mesenchym angetroffen. Innerhalb des Keimepithels gelegene Urkeimzellen grenzen weder an die Zölomhöhle noch an die Basalmembran, da sie von fortsatzartigen Zellanteilen der hochprismatischen Keimepithelzellen überlappt bzw. von basalen Zellfortsätzen dieser Zellen oder der Basalzellen des Keimepithels unterlagert werden. Ultrastrukturelle Befunde über die auffällig hellen, lipoidhaltigen und meist abgerundeten Urkeimzellen werden hier nur in Ergänzung zu den Angaben von de SIMONE-SANTORO (1969) und DUBOIS/CUMINGE (1967) aufgeführt. Die Urkeimzellen sind mit den benachbarten Keimepithelzellen durch sehr kurze, oft punktförmige Nexus oder Maculae occludentes - die in Abständen von 2 bis 3 μm vorkommen - schwach verankert. Die Urkeimzellen haben im Vergleich mit benachbarten Zellen und Geweben eine starke Neigung zur artifiziellen Zellschrumpfung; deshalb entsteht - abgesehen von den Haftstrukturbereichen - ein heller, auf ca. 0,5 μm erweiterter Interzellularspalt. Da in den Haftstrukturbereichen die Schrumpfung unterbleibt, entstehen hier stachel-

förmige Zellvorsprünge, und die Zelloberfläche wird stechapfelförmlich, wie es für die Stachelzellschicht der Epidermis in noch deutlicherer Ausprägung typisch ist. Diese Erscheinung ist um so auffälliger, je schlechter die Fixierungsqualität ist. Die besondere Empfindlichkeit der Urkeimzellen gegen Fixierungseinflüsse ist die Ursache für die zu beobachtende artifizielle Polymorphie. Besonders empfindlich reagieren die oft vorkommenden degenerierenden Urkeimzellen, die durch Kernverkleinerung mit Chromatinverklumpung sowie durch Zellorganellendegeneration und Lipoidtropfenzunahme erkennbar sind. Diese Zellen sind besonders bei schlechter Fixierung deutlich, weil dann der hell erscheinende Interzellularspalt extrem geweitet wird und das helle Zytoplasma als Folge der fixationsbedingten Herauslösung von Zellbestandteilen auffällig hervorgehoben wird.

Das subepitheliale Mesenchym ist sehr spärlich ausgebildet, und zwar bis zum 6. Bebrütungstag.

Nach 4 1/2 Bebrütungstagen kann erstmals von einer Keimleiste gesprochen werden (Abb. 2 a und 2 b). Die leistenförmige Vorwölbung in die Zölmhöhle entsteht durch die fortgesetzte Keimepithelerhöhung und durch Vorwölbung des unterlagernden subepithelialen Gonadenanteils. Die Keimepithelhöhe steht zur Höhe der subepithelialen Gonadenanlage im Verhältnis von 1 : 2.

Die Basalzellen des Keimepithels sind zahlreicher geworden. Die Basalbegrenzung des Keimepithels ist durch einen erkennbaren Verlust der basalen Zellfortsätze und durch eine weitgehende Vervollständigung der Basalmembran etwas gleichmäßiger geworden. Nach wie vor ist die linke Keimleiste durch eine höhere Epithellage und zahlreichere Ausgangsstellen für die 1. Proliferation des Keimepithels

(siehe unten) in ihrer Entwicklung gegenüber rechts um etwa 12 Stunden voraus, was grundsätzlich bei älteren Stadien noch deutlicher wird und im Ausprägungsgrad von individuellen Schwankungen abhängt.

Die 1. Proliferation des Keimepithels, zunächst nur auf der linken Körperseite erkennbar (Abb.2 b) und in der Literatur fälschlicherweise als "Urogenitalverbindung"³⁾ bezeichnet, nimmt ihren Ausgang von den beim 4tägigen Embryo beobachteten konus- oder stummelförmigen Anhäufungen von Basalzellen des Keimepithels (Abb.1 c und 6 b), wie die Auswertung verschiedenster Zwischenstadien ergab.

Für meine Deutung dieses mesenchymähnlichen ("epitheloiden" - STAHL/CARLON, 1973) Gewebes als Beginn der 1. Proliferation des Keimepithels sprechen nachfolgende 8 Befunde:

1. Die Anfangsabschnitte der 1. Proliferation des Keimepithels besitzen in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der Untersucher einen mesenchymalen Charakter (WALDEYER, 1870; SCHMIEGELOW, 1882; v. MIHAL-KOVIČS, 1885; SEMON, 1887; HOFFMANN, 1893; FIRKET, 1914; SWIFT, 1915; BLOCKER, 1933; DANTSCHAKOFF, 1941; VENSKE, 1954; WITSCHI, 1956; RUGH, 1964; STAHL/CARLON, 1973). Die bindegewebsähnlichen Zellen der Stränge der 1. Proliferation stimmen in ihrer Morphologie mit den Basalzellen des Keimepithels völlig überein. Das betrifft die intensive Anfärbbarkeit der kubischen bis polygonalen Zellen, die noch fehlende Bipolarität, ihre epithelartige dichte Lagerung, ihre schwache und noch diskontinuierliche

3) Als Urogenitalverbindung sprechen fälschlicherweise fast alle Untersucher das während des 4. und 5. Bebrütungstages unter dem Keimepithel gelegene Gewebe an, was aus der Interpretation der veröffentlichten Abbildungen und aus den Angaben über den Entstehungszeitpunkt geschlossen werden kann. Nach meinen Befunden entsteht dieses Gewebe durch die Proliferation des Keimepithels (Abb.2).

Basalmembranunterlage und die mehr oder weniger deutlichen Zellfortsätze, wie sie bei deutlicherer Ausprägung für Mesenchymzellen typisch sind.

2. Die Stränge der 1. Proliferation haben seit ihrer Entstehung eine Verbindung zum Keimepithel (Abb.1 c und 2 b), wie die Auswertung von Serienschnitten ergab. Sie bestehen aus einem Zellkonglomerat oder aus gewundenen Strängen, die sich entgegen STAHL/CARLON (1973) und in Übereinstimmung mit BORNHAUPT (1867) nicht senkrecht, sondern annähernd parallel zum Keimepithel ausbreiten. Das Zellkonglomerat entwickelt sich entweder aus den s-förmigen Strängen durch Anastomosierung der sich sehr eng aneinanderlagernden Windungsschleifen (Abb.6 a) oder aus den bei 4tägigen Embryonen beschriebenen konusartig ins Mesenchym ragenden Anhäufungen von Basalzellen des Keimepithels (Abb.6 b). Bei der Auswertung von Zwischenstadien wurde an der Basis des Konus direkt unterhalb der hochprismatischen Keimepithelzellen die Bildung eines hellen, zellfreien Trennungsspalt (Abb.6 b) nachgewiesen. Die sich unterhalb der nun weitgehend isolierten hochprismatischen Keimepithelzellen bildende und zunächst noch diskontinuierliche Basalmembran, die als unvollständiger Überzug auf das Zellkonglomerat der Stränge der 1. Proliferation des Keimepithels übertritt, verdeutlicht die weitgehende Trennung. Eine völlige Abschnürung unterbleibt jedoch, weil stets eine enge strangförmige Verbindung erhalten bleibt.

3. In den Verbindungsabschnitten der Proliferationsstränge mit dem Keimepithel kann ein aktives Abgleiten oder Abwandern der Basalzellen des Keimepithels zusammen mit den hier eingelagerten Urkeimzellen in die Zellstränge der 1. Proliferation beobachtet werden (Abb.2 b, 3 und 4 a). Bei diesem Abgleiten schickt die Zelle eine Zytoplasmaspitze voran und zieht den aufgeblähten,

kernenthaltenden Zelleib sowie einen schwanzförmigen Fortsatz nach.

4. Die diskontinuierliche Basalmembran wird von den Basalzellen des Keimepithels bei deren Abgleiten in die Tiefe als unterbrochener hüllenartiger Überzug mitgenommen (Abb.4 a).

5. Eine Transformation von Mesenchymzellen zu "epitheloiden" Zellen kann entgegen der Literaturauffassung nicht beobachtet werden.

6. Es bestehen eindeutige morphologische Unterschiede zwischen den Mesenchymzellen und den mesenchymähnlichen Zellen der Proliferationsspitzen, die sich nach den Angaben der Literatur aus den erstgenannten bilden sollen. Die deutlichsten Unterschiede sind durch die Zellform gegeben, insbesondere durch die netzartig verbundenen Zellfortsätze der Mesenchymzellen. Weiterhin unterscheiden sich die Mesenchymzellen durch ihre undeutlich erkennbare, oft der Zellform angepaßte Kernkontur sowie durch das vollständige Fehlen der Basalmembran. Ultrastrukturell weisen die "epitheloiden" Zellen durch das Vorkommen von Tonofilamenten (Abb.3), durch den Nachweis des etwas besser ausgebildeten Golgiapparates und durch die etwas zahlreicheren Lipoidtropfen nur geringgradige Unterschiede auf. Übereinstimmungen zwischen beiden Zellarten sind: das dunkle Zytoplasma, die zahlreichen Polysomen sowie die Mitochondrien mit dunkler Matrix und elektronendurchlässigen dilatierten Cristae.

7. Das Vorkommen von Urkeimzellen im Keimepithel und im unterlagernden anfänglich mesenchymähnlichen Gewebe der 1. Proliferation des Keimepithels ist in Übereinstimmung mit BORNHAUPT (1867) ein Indiz für die epitheliogene Entwicklung dieses Gewebes. Die Urkeimzellen gelangen noch vor der Vervollständigung der Basalmembran ins Keimepithel und von dort in den Strängen der 1. Proliferation in die Tiefe. Anzeichen für die behauptete Einwän-

derung in die Stränge der 1. Proliferation konnten nicht beobachtet werden. Auch für die Angaben von STAHL/CARLON (1973) über einen Einschluß der Urkeimzellen durch die angeblich mesenchymogenen "epitheloiden" Zellen gibt es keine Anhaltspunkte, zumal die Urkeimzellen im Keimepithel und im zunächst mesenchymähnlichen Gewebe der 1. Proliferation des Keimepithels in der gleichen Weise verankert sind.

8. Das Mesenchym der Gonadenanlage ist so schwach ausgebildet, daß es für die Bildung einer beträchtlichen epitheloiden Masse innerhalb von 12 Stunden nicht in Betracht kommt.

Die Urkeimzellen werden außer im Keimepithel und in den Zellsträngen seiner 1. Proliferation noch einzeln im Mesenchym getroffen. Gelegentlich sieht man in den Verbindungsabschnitten der Proliferationsstränge mit dem Keimepithel und seltener frei im Mesenchym ihren sonst rundlichen Zelleib in gestreckter Form.

Nach 5 Bebrütungstagen wölbt sich die Gonadenanlage tropfenförmig in die Zölomhöhle vor, so daß bereits ein Hilus angedeutet ist. Die Keimepithelhöhle verhält sich zum transversalen Durchmesser der subepithelialen Gonadenanlage wie 1 : 3.

Das Keimepithel hat nun etwa die zehnfache Höhe des umgebenen flachen Zölomepithels. Das Epithel bleibt hochprismatisch und scheingeschichtet. Die stellenweise vorgefundene Konzentration von Basalzellen im Keimepithel kennzeichnet die Entstehung weiterer Proliferationsstränge. Die Basalmembran ist immer noch diskontinuierlich.

Die 1. Proliferation des Keimepithels, die auch zu diesem Zeitpunkt in der Literatur noch "mesenchymogene Urogenitalverbindung" genannt wird, ist wesentlich umfangreicher geworden. Das

"epitheloide" Zellkonglomerat, das nach 4 1/2 Bebrütungstagen zu beobachten war, hat sich weitgehend in schärfer konturierte Zellstränge differenziert. Das dürfte weniger durch die "Zerschlagung" des Zellkonglomerats durch neue nachfolgende Proliferationsstränge, als vornehmlich durch senkrecht zum Keimepithel erfolgende strangartige Auswüchse aus dem Konglomerat erfolgt sein. Die jüngeren Proliferationsstränge nehmen bei optimaler Nutzung des vorhandenen Platzes einen zunehmend perpendikulären Verlauf. Ältere Proliferationsstränge wirken dabei gewissermaßen als Leitplanken. Für alle Stränge gilt, daß ihr epithelialer Charakter deutlicher erkennbar ist. Das trifft besonders für die keimepithelseitigen Verbindungsabschnitte, weniger dagegen für die urnierenseitigen blinden Enden zu (Abb.2 b) und zeigt sich durch schärfere Konturierung der Stränge infolge ihres annähernd geraden Verlaufes, durch den weiteren Verlust der basalen Zellfortsätze sowie durch weitere Vervollständigung des Basalmembranumgrenzung. Viele der ehemals mesenchymähnlichen Zellen haben bereits einen supranuklearen Golgiapparat und zentralständige Haftstrukturen in Form von Maculae occludentes und lassen damit eine Bipolarität erkennen. Die blinden Enden der Proliferationsstränge reichen am 5. Bebrütungstag am dichtesten an die Urnierenkörperchen heran. Später wird der Abstand wieder größer. Zu einer Verbindung kommt es also entgegen VENSKE (1954) nicht.

Die Urkeimzellen liegen fast ausschließlich im Keimepithel oder in den Strängen seiner 1. Proliferation. Im Mesenchym werden sie nur sehr selten angetroffen.

Nach 6 Bebrütungstagen ist keine deutliche Formveränderung, jedoch eine merkliche Größenzunahme der Conadenanlage eingetreten,

so daß nun ein Verhältnis der gleichgebliebenen Keimepithelhöhe zum verlängerten Transversaldurchmesser der subepithelialen Gonadenanlage von 1 : 10 gegeben ist.

Im Keimepithel haben lediglich die Knospen neuer Proliferationsstränge zugenommen. Die Basalmembran ist kontinuierlich.

Die 1. Proliferation des Keimepithels wird von allen Autoren nach 5 1/2 Bebrütungstagen richtig erkannt, aber vorher irrtümlicherweise als mesenchymogene Urogenitalverbindung angesprochen. Die nun ins Auge fallenden Verbindungen zum Keimepithel infolge starker zahlenmäßiger Zunahme der Proliferationsstränge sind hierfür verantwortlich. Zum anderen haben die neu entstehenden Proliferationsstränge, verglichen mit den fehlgedeuteten ersten Strangspitzen vom 4. und 5. Bebrütungstag, einen deutlicheren epithelialen Charakter. Infolge der stärker ausgeprägten, bereits nach 5 Bebrütungstagen zu beobachtenden Zellumformung haben die Epithelstränge ihr mesenchymähnliches Aussehen verloren. Das wird auch durch die nun scharfe Konturierung infolge der Vervollständigung der Basalmembran deutlich. Auf manchen Präparaten kann eine vermehrte Anastomosierung der durch verbreiterte Mesenchymstränge deutlich voneinander getrennten Epithelstränge beobachtet werden.

An den Urkeimzellen wird keine Veränderung festgestellt.

B. Die Gonadenanlage nach der Geschlechtsdifferenzierung

Nachfolgend werden zu drei ausgewählten Themen (1. Die Geschlechtsdifferenzierung - 2. Das Rete testis und das Rete ovarii - 3. Die Zwischenzellen des Hodens und des Ovars) die bestehenden Literaturangaben durch Neubefunde ergänzt.

1. Die Geschlechtsdifferenzierung ist aufgrund morphologischer Kriterien nach 6 1/2 Bebrütungstagen möglich. Die entsprechenden Literaturangaben können jedoch ergänzt und präzisiert werden.

a) Die Markstranglakunen (Abb.7,9 b und c) des weiblichen Embryo gelten als Hauptkriterium für die Geschlechtsdifferenzierung. Sie entstehen nach 6 1/2 Bebrütungstagen durch Lumenbildung aus einem Anteil der Stränge der 1. Proliferation des Keimepithels, deren anderer Anteil lumenlos bleibt und die Markstränge darstellt. Durch die stark variiende Weite des durch auffällig lange Haftstrukturen (Abb.7) begrenzten Lumens sind die Markstranglakunen, in Abhängigkeit von topographischen Gegebenheiten, individuell unterschiedlich deutlich. Deutlich sind sie im Hilusbereich, besonders des linken Ovars, von wo sie aber entgegen STAHL/CARLON (1973) auch bis an das Keimepithel heranreichen können. Zwischen den Marksträngen und Markstranglakunen bestehen fließende Übergänge (Abb. 9 c). In beiden Abschnitten haben die deutlich bipolaren Epithelzellen durch einen besonders gut entwickelten supranuklearen Golgiapparat, durch reichlich rauhes eR und durch große Mitochondrien mit dunkler Matrix einen auffälligen Zellorganellenbestand erhalten (Abb.7). Unterschiede zwischen beiden Abschnitten bestehen nur im Fehlen oder in der Ausbildung des Lumens (Markstranglakunen) und einer damit einhergehenden zunehmenden Abflachung der Epithelzellen. Bei extremer Abflachung können die Markstranglakunen von den sinusoiden Blutkapillaren des Ovar-Hilusbereiches nur durch ihren Kernreichtum differenziert werden.

Bei der elektronenoptischen Untersuchung können bereits nach 5 Bebrütungstagen die ersten Anzeichen für die Bildung von Markstranglakunen als Kriterium für die Geschlechtsdifferenzierung

herangezogen werden. Die frühesten Anzeichen hierfür erscheinen noch vor der Lumenbildung durch die Entstehung der oben genannten zentralständigen Haftstrukturen (Abb. 7 vom 7. Bebrütungstag) in den Strangabschnitten der 1. Proliferation, die zu Markstranglaken umgebildet werden. Im Hoden werden zentralständige Haftstrukturen erst viel später angelegt, da die aus der 1. Proliferation entstehenden Tubuli seminiferi erst zu Beginn der Geschlechtsreife ein Lumen erhalten.

b) Die geschlechtsspezifische Keimepithelhöhe und die nachfolgend genannten Daten (c bis f) können nur als Nebenkriterien aufgefaßt werden. Die unterschiedliche Keimepithelhöhe kann erst am 11. Bebrütungstag durch die nun beginnende Abflachung des vorher mehrreihigen, zylindrischen Keimepithels des linken Hodens (Epiorchium) als Kriterium herangezogen werden (Abb. 8 b). Folglich ist dieses Kriterium kaum verwertbar, da zu diesem Zeitpunkt aufgrund anderer Daten eine Geschlechtsdifferenzierung längst möglich ist. Am linken Ovar wird das Keimepithel (Epiovarium) in Übereinstimmung mit KOCH (1926) erst nach der Beendigung der 2. Proliferation kurz vor dem Schlüpftermin kubisch und verharzt zeit lebens in diesem Zustand. An der rechten Gonade beginnt die Abflachung des Keimepithels zwar bereits am 7. Bebrütungstag, es bestehen jedoch keine geschlechtsspezifischen Unterschiede. Wenige erhalten gebliebene Stellen mit zylindrischem Epithel werden am 8. Bebrütungstag kubisch und danach ebenfalls allmählich platt.

c. Der Zeitpunkt der Ablösung der Stränge der 1. Proliferation vom Keimepithel ist als geschlechtsspezifisches Kriterium kaum verwertbar, da diese beim weiblichen Geschlecht links erst am 10. Bebrütungstag und rechts sowie an den beiden Gonaden männlicher Embryonen einen Tag später beendet ist. Die Abflachung des Keimepi-

thels hat nicht die gleichzeitige Ablösung aller Stränge der 1. Proliferation zur Folge, sondern führt lediglich zur beobachteten zahlenmäßigen Abnahme der Verbindungsstellen (Abb. 8b). Noch am 11. Bebrütungstag sind bei beiden Geschlechtern wenige Verbindungsstellen mit dem längst abgeflachten Keimepithel der rechten Gonadenanlage nachweisbar. Die angebliche Ablösung der Proliferationsstränge vom Keimepithel durch das sehr spärliche Mesenchym kann durch die vorliegenden Befunde nicht gestützt werden. Für die nacheinander erfolgende Ablösung der einzelnen Stränge der 1. Proliferation vom Keimepithel ist in Übereinstimmung mit DANTSCHAKOFF (1941) eine Abstoßung durch nachfolgende, neuentstehende Stränge bedeutsam. Dabei kann es sich um neuentstehende Stränge derselben 1. Proliferation oder im linken Ovar zusätzlich um Stränge der nachfolgenden 2. Proliferation handeln, da hier beide Proliferationen des Keimepithels zwischen dem 8. und dem 10. Bebrütungstag nebeneinander ablaufen. Im linken Ovar werden nur die am längsten erhaltengebliebenen Verbindungen zwischen dem Keimepithel und den Strängen der 1. Proliferation durch die Stränge der 2. Proliferation abgestoßen, weshalb hier die Ablösung einen Tag früher beendet ist als bei fehlender 2. Proliferation in der rechten weiblichen und in beiden Gonaden männlicher Embryonen.

Die Proliferation des Keimepithels ist dagegen mit beendeter Keimepithelabflachung sowie nach erfolgtem Abgleiten der Urkeimzellen abgeschlossen, was in der rechten Gonade beider Geschlechter wenige Tage vor der Ablösung vom Keimepithel geschieht.

Die Beendigung der Proliferation ist durch die Vereinheitlichung der Keimepithel-Ausstattung auch an den noch erhaltengebliebenen, aber nicht mehr proliferierenden Verbindungsabschnitten (mit den Proliferationssträngen) gekennzeichnet. Bei vollständigem Fehlen der Urkeimzellen und fast vollständigem Fehlen der Basalzellen des Keimepithels, die bei ihrer Proliferation die Urkeimzellen mit in die Tiefe nehmen, liegen nur noch einheitlich aussehende, abgeflachte, verbreiterte Keimepithelzellen vor. Letztere sind durch ihre Schlußleisten an der Grenze zur Zölomhöhle fest verankert und können nicht abgleiten.

d) Die geschlechtsspezifische Verteilung der Urkeimzellen kann ab 8. Bebrütungstag beobachtet werden. Am 7. Bebrütungstag wird in beiden Gonaden beider Geschlechter entgegen HOFFMANN (1893), SWIFT (1914), BISHOP-CALAME (1966) die Masse der Urkeimzellen in den Strängen der 1. Proliferation beobachtet, was beim weiblichen Geschlecht entgegen KUMERLOEVE (1954) sogar noch deutlicher erscheint. In seltenen Fällen können Urkeimzellen im Lumen der Markstranglakunen beobachtet werden. Am 8. Bebrütungstag setzt in Übereinstimmung mit BRODE (1928) bei beiden Geschlechtern eine intensive Vermehrungsphase der Urkeimzellen ein. Das zeigt sich durch die nachgewiesene Verschiebung des Zahlenverhältnisses von Keimepithelzellen zu Urkeimzellen zugunsten der letztgenannten. Es wird etwa die Verdreifachung der Urkeimzellen pro Flächeneinheit und die Bildung von Urkeimzellnestern (Ureiernester nach SEMPER, 1875 bzw. SEMON, 1887) nachgewiesen. Bei beiden Geschlechtern ist die Zellvermehrung jedoch regional unterschiedlich intensiv. Sie erfolgt beim weiblichen Geschlecht vornehmlich im Keimepithel und nur geringgradig in den Strängen der 1. Proliferation, wo die Urkeimzellen durch eine beträchtliche Umfangsvermehrung um das 2- bis 4fache

auffallen. Beim männlichen Geschlecht liegt bis zum 10. Bebrütungstag ein umgekehrtes Verteilungsmuster vor. Danach sind die Urkeimzellen aus dem Keimepithel verschwunden.

e) Eine intensive Anastomosierung der Stränge der 1. Proliferation ist nach dem 7. Bebrütungstag in beiden männlichen Gonaden und am 7. Bebrütungstag in der rechten weiblichen Gonade charakteristisch (Abb.9 a und 11 b). Im linken Ovar weisen die wesentlich breiteren Stränge nur wenige Anastomosen auf.

f) Die zweite Proliferation des Keimepithels der linken weiblichen Gonade ist frühestens nach dem 7. Bebrütungstag und mit Sicherheit nach dem 8. Bebrütungstag als Kriterium für die Geschlechtsdifferenzierung verwertbar. Am 7. Bebrütungstag sind erst knospenartig vorspringende Basalzellen des Keimepithels erkennbar, und am 8. Bebrütungstag sind undeutlich konturierte, noch kurze Proliferationsstränge oder ein zusammenhängender subepithelialer Proliferationskern vorhanden. Bei einem Vergleich mit der 1. Proliferation können zahlreiche Gemeinsamkeiten beobachtet werden, was im Hinblick auf die Geschlechtshomologie bedeutsam ist (siehe Diskussion).

1. In den Strängen der 1. und 2. Proliferation vermehren sich Basalzellen des Keimepithels und sprossen unter Mitnahme der Urkeimzellen in die Tiefe.

2. Zu Beginn der 1. und 2. Proliferation entsteht nach $4 \frac{1}{2}$ bzw. 8 Bebrütungstagen zunächst ein subepithelialer Proliferationskern, was in Übereinstimmung mit BRAMBELL (1927) und HARGITT (1930) bei Säugetieren auch für die 2. Proliferation zutrifft. Diese steht jedoch von Anfang an breitflächig mit dem Keimepithel in Verbindung. Die Proliferationsspitzen sind zu Beginn beider Proliferationen undeutlich konturiert, was durch die basalen Zellausläufer der noch mesenchym-

Ähnlichen Basalzellen des Keimepithels verursacht wird.

Erst mit der Vervollständigung der Basalmembran und nach dem Verlust der Zellausläufer sind die Stränge deutlich voneinander abgrenzbar; für die 2. Proliferation ist dafür auch ab 16. Bebrütungstag eine deutliche Mesenchymzubildung bedeutsam.

3. Bei der 1. und 2. Proliferation wird die Basalmembran des Keimepithels als hüllenartiger Überzug mit in die Tiefe genommen.

4. Die Keimepithelzellen weisen bei der 1. und 2. Proliferation weitgehende morphologische Übereinstimmungen auf. Das trifft sogar für das Vorkommen der ab 11. Bebrütungstag beobachteten "lining bodies" zu, die nach PRESS (1959), BELLAIRS (1965), GREENFIELD (1966) und NARBAITZ (1971) für Granulosa-Epithelzellen typisch sind und als Transportorganellen im Dienste der Dotterproduktion stehen (Abb.10 a und 10 b).

Trotz dieser Übereinstimmungen sind beide Proliferationen des Keimepithels, die Mutterböden für unterschiedliche Gonadenanteile darstellen, eindeutig voneinander zu unterscheiden, weil der sich jeweils stark ähnelnde Proliferationsbeginn zeitlich weit auseinander liegt. Daher haben zu Beginn der 2. Proliferation die Keimepithelzellen der 1. Proliferation bereits einen deutlichen Epithelzellcharakter, was für die Keimepithelzellen der 2. Proliferation erst um den Schlüpftermin zutrifft. Das zeigt sich in erster Linie durch den Verlust der langen schlanken Zellfortsätze der Keimepithelzellen, die nach DANTSCHAKOFF (1941) beim Fehlen der Urkeimzellen in der sterilen Gonade besonders auffällig sind. Außerdem wurde in den Strängen der 2. Proliferation eine sehr lockere Zellanordnung beobachtet, was durch Fixierungseinflüsse noch verdeutlicht wird. Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal sind die zahlreichen, sich stetig vermehrenden Urkeimzellen in den Strängen der 2. Prolif-

feration und die Riesenform der weniger zahlreichen Urkeimzellen in den Strängen der ersten Proliferation. Die fingerartig ineinandergreifenden Stränge beider Proliferationen sind voneinander und untereinander durch schwach ausgebildetes Mesenchym getrennt. Entgegen HAMILTON (1952) und ROMANOFF (1960) wird keinesfalls ein deutliches, zusammenhängendes Mesenchymlager als "primäre Tunica albuginea" von den Strangspossen der 2. Proliferation vorangeschoben und so eine klare Trennung zwischen Mark und Rinde geschaffen. Vielmehr drängen die vorrückenden Proliferationsstränge das bestehende Mesenchym auseinander. Dadurch entsteht lediglich an den Proliferationsspitzen eine geringgradig dichtere Packung von bogenförmig ausgerichteten Mesenchymzellen, während zwischen den Spitzen locker angeordnete, unausgerichtete Mesenchymzellen liegen. Von einer zusammenhängenden Zellschicht als Kapselanlage kann nicht gesprochen werden.

Die Beendigung der 2. Proliferation ist in Übereinstimmung mit KOCH (1926) ab dem 16. Bebrütungstag erkennbar und kurz vor dem Schlüpftermin abgeschlossen. Ursächlich sind entsprechende Faktoren ausschlaggebend, wie sie für die Beendigung der 1. Proliferation gelten. Die Ablösung der Stränge der 2. Proliferation wird durch eine typische Form und Stellungsveränderung der im Verbindungsbe- reich gelegenen Keimepithelzellen angezeigt. Während die Keimepithelzellen der Pflügerschen Schläuche ebenso wie die noch nicht abgeglittenen Basalzellen des Keimepithels polygonal sind, nehmen die zuletzt abgleitenden Keimepithelzellen noch vor ihrer endgültigen Ablösung vom Keimepithel bei Zellverlängerung Spindelform an und stellen sich quer, so daß sie bei paralleler Ausrichtung zur Basalmembran des Keimepithels mit der Längsachse der Pflügerschen Schläuche einen Winkel von 90° bilden.

Der Zerfall der Pflügerschen Schläuche zu Eiballen erfolgt in

Übereinstimmung mit KOCH (1926) etwa am Schlüpftermin durch die Auflösung der Basalmembran und durch die nachfolgende Einwanderung von Mesenchymzellen, die den Mutterboden für das Interstitium des Ovars darstellen. Gegen Ende der Bebrütungszeit senken sich gemeinsam mit den abgleitenden Basalzellen des Keimepithels auch die bipolaren haftstrukturverankerten Keimepithelzellen in die Tiefe. So entstehen Stränge mit einem zentral gelegenen, spaltförmigen Lumen, die an Krypten erinnern. Echte Krypten entstehen postembryonal durch die alleinige Einsenkung der bipolaren, haftstrukturverankerten Keimepithelzellen.

2. Das Rete testis und das Rete ovarii werden als mesenchymogenes Reteblastem angelegt. Im Hoden beginnt nach 10 Bebrütungstagen die Bildung des Reteblastems (Abb.11 a vom 10. und Abb.11 b vom 14. Bebrütungstag). Sie erfolgt einerseits direkt an den hilusnahen Strangabschnitten der 1. Proliferation, die sich zu den Tubuli seminiferi (Abb.11 a und 11 b) entwickeln und andererseits gleichzeitig in unmittelbarer Nähe des Harnpoles der hodennah gelegenen Bowman'schen Kapseln (Abb.12 a), die noch keine Anzeichen für die später erfolgende Umformung zu Ductuli efferentes proximales erkennen lassen. An diesen beiden Kondensationspunkten für die Entstehung des Reteblastems wird die Basalmembranumgrenzung der Tubuli seminiferi bzw. der Bowman'schen Kapseln durch Anlagerung des entstehenden Reteblastems unterbrochen, und die Bruchenden können bereits auf einer Länge von wenigen μm auf dieses übertreten. Diese frühe Anlage des Reteblastems entsteht aus Mesenchymzellen, die durch Längsausrichtung eine annähernde Spindelform mit 2 fingerförmig aufgespaltenen Hauptfortsätzen annehmen (Abb.14 a). Auch der vorher polygonale Zellkern wird annähernd spindelförmig. Diese Zellen legen sich zu dritt oder fünft nebeneinander und in Ausrichtung ihrer

Längsachsen zu kurzen Strängen hintereinander (Abb.11 a und 11 b). Die Stränge liegen längsparallel zur Hodenkapsel. Dieser Form- und Stellungswandel kann frühestens bei 8 Tage alten Embryonen beobachtet werden und deutet die allerersten Anfänge der Reteblastembildung an. Zwischen den beiden Kondensationspunkten liegen im Verbindungsbereich zwischen dem Hodenhilus und der Urniere in weit unterbrochener Folge lediglich wenige ausgerichtete spindelförmige Mesenchymzellen aneinander und hintereinander, so daß noch keine kontinuierliche Verbindung festgestellt werden kann. Nach 13 Bebrütungstagen konnten erstmals durchgehende Reteblastemstränge aus locker angeordneten Reteblastemzellen beobachtet werden. Diese Stränge ziehen im Hodenhilusbereich zunächst längsparallel zur Hodenkapsel. Sie erhalten Verbindung zu bogenförmig am Hilusbereich des Hodens vorbeiziehenden Strängen der 1. Proliferation. Liegen diese Bögen unmittelbar in der entstehenden Hodenkapsel, so wird ihre Konvexität von den Reteblastemsträngen tangiert. Wenig unterhalb der Kapselanlage gelegene bogenförmige Stränge der 1. Proliferation schicken vom konvexen Scheitel des Bogens einen mehr oder weniger langen gestielten, knopfartigen Fortsatz retewärts, dessen verbreiterte Endfläche sich längsseits an die entstehenden Reteblastemstränge anlegt (Abb.11 b und 12 b). Vom Hilusbereich des Hodens ziehen die Reteblastemstränge bei Richtungsänderung um 90° geradlinig urnierenwärts (Abb.12 a) und verbinden sich mit hodennah gelegenen Bowmanschen Kapseln. Nach 15 Bebrütungstagen erhalten die sich stetig verdichtenden Reteblastemstränge zunächst an ihren Enden allmählich einen Basalmembranüberzug (Abb.13), der kontinuierlich in die längst bestehende, aber unterbrochene Basalmembran der Tubuli seminiferi (siehe SAUER, 1974, Abb.6 b) und der Bowmanschen Kapseln übergeht (Abb.13). Im Mittelbereich der Reteblastemstränge ist die Entwicklung

etwas zurückgeblieben, da hier noch am 18. Bebrütungstag auffällig weite Interzellularräume, lange Zellfortsätze und lediglich die ersten Anfänge einer Basalmembranbildung beobachtet werden können (Abb.14 b). Voll bestätigen kann ich die von BUDRAS/SAUER (1975a) angegebenen ultrastrukturellen Befunde über die Transformation von Mesenchymzellen zu Reteblastemzellen. Das betrifft besonders die Veränderungen der Zellorganellen, den zunehmenden Verlust von Zellfortsätzen und die Bildung von noch ungeordneten Haftstrukturen. Ebenfalls nachgewiesen wurden die innerhalb der entstehenden Basalmembran gelegenen kollagenen Fibrillen, die von entstehenden Reteblastemzellen noch vor deren Umbildung zu Rete-Epithelzellen gebildet werden.

Im Ovar wird die Genese des Reteblastems durch die weitgehend abgeschlossene Untersuchung von HÖFTMANN abgeklärt. In Übereinstimmung zu diesen Befunden liegen nach 14 Bebrütungstagen gestreckt verlaufende Reteblastemstränge vor, die mit den Bowmanschen Kapseln in Verbindung stehen, jedoch bei fehlender Verbindung zu den Markstranglakunen blind enden. Verglichen mit dem Reteblastem des Hodens konnten keine weiteren morphologischen Unterschiede beobachtet werden.

3. Die Zwischenzellen des Hodens und des Ovars, die die Hauptquelle für Geschlechtssteroidhormone darstellen, werden bereits vor dem Schlüpftermin gebildet.

Im Ovarmark⁴⁾ entstehen die Zwischenzellen in Übereinstimmung mit BUDRAS/PREUSS (1973) nach dem 8. Bebrütungstag. Die Genese der

⁴⁾ Die Zwischenzellen gelangen nach PREUSS/BUDRAS (1972) etwa 4 Wochen nach dem Schlüpftermin in die Eierstocksrinde.

embryonalen Zwischenzellen erfolgt einmal aus Mesenchymzellen (Interstitialiocytyus ovarii mesenchymogenitus) und zum anderen aus Epithelzellen (Interstitialiocytyus ovarii epitheliogenitus) der Markstranglakunen (Abb.15). Die Genese aus Mesenchymzellen kann eindeutig durch Zwischenstadien und durch den Nachweis einzeln liegender Zwischenzellen belegt werden. Für die epitheliogene Herkunft aus Keimepithelzellen der Markstranglakunen sprechen die Befunde über eine kontinuierliche Aneinanderreihung von Keimepithelzellen der Markstranglakunen und Steroidhormon produzierende Zwischenzellenknötchen, deren Basalmembran ebenfalls ein Kontinuum darstellt (Abb.15).

Im Hoden wurden erst viel später, frühestens 1 Tag vor dem Schlüpftermin, die ersten undeutlichen Zwischenzellen angetroffen. Sie haben nur andeutungsweise morphologische Charakteristika Steroidhormon produzierender Zellen, da Lipoidtropfen und glattes eR noch sehr spärlich sind und die Mitochondrien nur ausnahmsweise tubuläre Innenstrukturen besitzen. Das verdeutlicht sich in den folgenden 14 Tagen nur geringfügig und bezieht sich auf wenige Lipoidtropfen, ein sehr schwach entwickeltes glattes und rauhes eR und auf kleine Mitochondrien mit lamellaren oder erst vereinzelt tubulären Innenstrukturen. Das sehr breite Hodeninterstitium besteht vornehmlich aus Mesenchymzellen (Abb.16 a) und außerdem aus mesenchymogenen undeutlichen Vorstufen der Zwischenzellen, die lediglich durch ihre wenigen Lipoidtropfen an Steroidhormon produzierende Zellen erinnern. Die Bedeutung der letztgenannten Zellen wurde nach experimenteller Gonadotropin-Stimulierung abgeklärt. Die undifferenzierten Mesenchymzellen sind weit überwiegend Vorstufen von Leydigischen Zwischenzellen, da sie sich nach der experimentellen Gonadotropin-Stimulierung fast ausnahmslos in Zwischen-

zellen umgewandelt haben. Nur ein sehr geringer Anteil hat sich in unmittelbarer Umgebung der Tubuli seminiferi zu spindelförmigen Zellen differenziert, die Vorstufen der fibroblastoiden und der myoiden peritubularen Zellschicht des geschlechtsreifen Hodens darstellen (ROTHWELL/TINGARI, 1973). Die stark vergrößerten und sich mitotisch teilenden Leydigischen Zwischenzellen bilden ein breites Epithel-Lager (Abb. 16b) und weisen durch das fast vollständige Verschwinden der Lipoidtropfen, durch die gewaltige Zunahme des glatten eR, durch Zunahme und Vergrößerung der Tubuli-Mitochondrien und durch die deutliche Vergrößerung des Golgi-Apparates auffallende morphologische Charakteristika für hochaktive Steroidhormon produzierende Zellen auf (Abb. 16c).

V. Diskussion

1. Die Histiogenese der Gonaden

Untersuchungen über die Entwicklung der Gonaden des Vogels können besonders ergiebig sein, da erhebliche, bisher teils unbekannte Abweichungen zu derjenigen der Säugetiere vorliegen, und da im Vergleich zu den meisten Säugern bei kurzer Inkubationsperiode die Entwicklungsvorgänge rasch ablaufen. Deshalb können sie mit verhältnismäßig geringem Materialaufwand übersichtlich erfaßt werden.

Im Keimepithel ist in Übereinstimmung mit FIRKET (1914) und SWIFT (1914) eine hochprismatische Epithellage zur Beherrbergung der auffallend großen Urkeimzellen notwendig. Diese Notwendigkeit erlischt nach erfolgtem Abgleiten (Abwandern) der Urkeimzellen aus dem Keimepithel, was zur Epithelabflachung führt. Die von ZERNER

(1874), BRODE (1928), BLOCKER (1933), VENSKE (1954), de SIMONE-SANTORO (1969) und STAHL/CARLON (1973) angegebene Mehrschichtigkeit des Keimepithels trifft nach meinen Befunden nur für die eng begrenzten Proliferationsknospen zu. In allen übrigen Bereichen ist das Keimepithel lediglich scheinengeschichtet. Die Zusammensetzung des Keimepithels aus 2 verschiedenen Zelltypen konnte ich erstmals nachweisen, was das Verständnis der Proliferationsvorgänge erheblich erleichtert. Die kubioden polygonalen Basalzellen des Keimepithels, die nicht identisch sind mit den von de SIMONE-SANTORO (1969) beschriebenen niedrig differenzierten Keimepithelzellen, liefern hauptsächlich durch ihr Abgleiten in die Tiefe das Zellmaterial für die Proliferationsstränge. Nur nebenbei stellen die Basalzellen des Keimepithels Ersatzzellen für die hochprismatischen bipolaren Keimepithelzellen dar. Diese Bedeutung der Basalzellen des Keimepithels ergibt sich aus der beobachteten zahlenmäßig starken Abnahme dieser Zellen nach Beendigung der Proliferationen. Die bipolaren, haftstrukturverankerten Keimepithelzellen sind - abgesehen von dem letzten Viertel der Bebrütungszeit - ortsständig. Erst danach - am Ende der 2. Proliferation - wurde ihr Mitabgleiten beobachtet, was in den Strängen zur Bildung eines spaltförmigen zentralen Lumens, also zu kryptenartigen Proliferationssträngen führt. Nur das Abgleiten (Einsenken) der miteinander verankerten bipolaren Keimepithelzellen führt zur Kryptenbildung, die während der postfetalen Entwicklung im Ovar der Henne sehr ausgeprägt ist.

Die Basalmembran des Keimepithels ist vor dem Einwandern der Urkeimzellen in das Keimepithel nur als diskontinuierliche Begren-

zung vorhanden. Vor dem 5. Bebrütungstag ist wegen der noch fehlenden Basalmembran auch die Basalbegrenzung des Keimepithels noch sehr unscharf. Wenn KLÖPPEL (1969) als Erklärung für die verspätete Anlage der Basalmembran die noch erfolgende Zellabgabe aus betreffenden Zölombereichen angibt, so muß dies für die Gonadenanlage abgewandelt werden. Hier ist die Einwanderung der Urkeimzellen maßgebend, weil bei der Zellabgabe (Proliferation) die gegebenenfalls noch diskontinuierliche Basalmembran nicht hinderlich ist und als Hülle mit ausgestülpt wird. Entgegen STAHL/CARLON (1973) kann mit Beginn der 1. Proliferation des Keimepithels eine Auflösung der Basalmembran nicht stattfinden, weil sie noch gar nicht ausgebildet ist.

Die Urkeimzellen lassen bei der lichtoptischen Betrachtung eine ausgeprägte, weitgehend fixierungsbedingte Polymorphie erkennen, was im Einzelfall ihr Erkennen erschwert und offenbar SEMON (1887) und v. BERENBERG-GOSSLER (1914) zur inzwischen widerlegten Beschreibung von Übergangsformen zwischen Keimepithelzellen und Urkeimzellen verleitete. Die Polymorphie ist bedingt durch oft erkennbare, verschiedengradige Degenerationsstadien (KOCH, 1926 und KUMERLOEVE, 1954) und wird verdeutlicht durch ungünstige Fixierungseinflüsse (artifizielle Faktoren). Außerdem sind zellkinetische Faktoren ausschlaggebend, weil die abgerundete ruhende Zelle während des Abgleitens im Verbindungsabschnitt der Proliferationsstränge mit dem Keimepithel und weniger ausgeprägt bei der "amöboiden Wanderung" (DANTSCHAKOFF, 1941) im Mesenchym eine annähernd längliche Form annimmt. Aufgrund dieser kinetisch bedingten Formänderung kann aber im Einzelfall nicht erkannt werden, ob im Mesenchym gelegene Urkeimzellen noch auf der Wanderung zum Keimepithel sind, die nach Vervollständigung der Begrenzung des Keim-

epithels durch die Basalmembran abgeschlossen sein dürfte, oder ob es sich um liegendebliebene Urkeimzellen handelt. Letztgenannte bleiben im Hodeninterstitium offenbar noch bis kurz vor der Geschlechtsreife als nicht ganz selten zu beobachtende isolierte Spermatogonien erhalten (BUDRAS, unveröffentlichter Befund). Die von FIRKET (1920) und WITSCHI (1935) beschriebene Auswanderung von Urkeimzellen aus der rechten Gonadenanlage durch die Basis des Mesenteriums hindurch zur linken Gonadenanlage erscheint mir nicht erwiesen, obwohl das angegebene zahlenmäßige Übergewicht an Urkeimzellen für die linke Gonadenanlage (FIRKET, 1914; SWIFT, 1915; STANLEY/WITSCHI, 1940; van LIMBORGH, 1958 und SWARTZ/DOMM, 1972) bestätigt werden kann. Unbestritten ist auch die geschlechtsspezifische Verteilungsdichte in den verschiedenen Anteilen der Gonadenanlage, was im Zusammenhang mit der Geschlechtsdifferenzierung abgehandelt wurde. Das bei männlichen Embryonen zu beobachtende zahlenmäßige Übergewicht in den Strängen der 1. Proliferation ist nicht auf ein vermehrtes Abwandern der Urkeimzellen (aus dem Keimepithel) in die Proliferationsstränge (BISHOP-CALAME, 1966), sondern auf eine erst ab dem 8. Bebrütungstag hier zu beobachtende Vermehrungsphase zurückzuführen.

Die erste und die zweite Proliferation werden durch die im Keimepithel gelegenen Urkeimzellen provoziert, die dadurch in eine tiefergelegene, für ihre Weiterentwicklung geeignete Umgebung gelangen. Gegen Ende der Proliferationen erhalten noch im Keimepithel verbliebene Urkeimzellen durch einen letzten Proliferationsstoß die Möglichkeit, gewissermaßen wie über eine Strickleiter in die Tiefe abzugleiten. Nach erfolgtem Abgleiten der Urkeimzellen verliert das Keimepithel den Anreiz zur weiteren Proliferation und erhält eine einheitliche, abgeflachte Epithelausstattung.

Nach Beendigung beider Proliferationen kann trotz erfolgter Abflachung des Keimepithels die Ablösung der Proliferationsstränge verzögert sein. Das trifft besonders für beide Gonaden männlicher Embryonen und für die weibliche rechte Gonade zu, weil hier keine 2. Proliferation des Keimepithels erfolgt, und so die Ablösung der Stränge nicht durch eine Abstoßung beschleunigt werden kann. Bei nicht erfolgreicher Abstoßung infolge des Ausbleibens nachfolgender Proliferationsstränge derselben oder der nachfolgenden (2.) Proliferation wird die Ablösung durch die Adhäsionskraft der Epithelzellen und durch die Basalmembran verzögert, die - ähnlich wie an Gefäßen - als äußeres Zytoskelett fungiert (BERENS v. RAUTENFELD/BUDRAS, 1975). Entgegen den Literaturstellen spricht im linken Ovar nichts für einen Ablösungsmechanismus infolge Abdrängens oder gar Abkneifens durch das subepitheliale Mesenchym, das BRODE (1928), WILLIER (1939), HAMILTON (1952), VENSKE (1954) und ROMANOFF (1960) "primäre Tunica albuginea" nennen. Diese Funktion muß schon wegen der spärlichen Ausbildung des Mesenchyms bestritten werden. In demselben Grade wie eine derartige Funktion für die Ablösung der Stränge der 1. Proliferation des Keimepithels förderlich wäre, müßte sie den Anfang der 2. Proliferation behindern, da beide Proliferationen zwischen dem 8. und dem 10. Bebrütungstag nebeneinander ablaufen. Abgesehen von der nur spärlichen Ausbildung des Mesenchyms, ist seine Bezeichnung als "primäre Tunica albuginea" auch begrifflich unglücklich, weil die faserige (namengebende) Komponente im embryonalen Gewebe noch fehlt. Da ein Voranschieben einer zusammenhängenden Mesenchymlage durch die Strangspitzen der 2. Proliferation des Keimepithels und somit eine deutliche Grenze zwischen Mark und Rinde ebenfalls bestritten werden muß, fehlt aus anatomischen und didaktischen Gesichtspunkten jegliche Berechtigung

zu besonderer Benennung dieses spärlichen Mesenchyms.

Für die Fehldeutung der Strangspitzen der 1. Proliferation des Keimepithels als Anlage der Urogenitalverbindung (FIRKET, 1914; SWIFT, 1915; HAMILTON, 1952; VENSKE, 1954; WITSCHI, 1956; ROMANOFF, 1960; BISHOP-CALAME, 1966 und STAHL/CARLON, 1973) sowie für die Fehldeutung beider Proliferationen als mesenchymogenes Gewebe (BLOCKER, 1933) dürften die einleitend zur Diskussion dargelegten Feststellungen zutreffen. Verständlich ist noch die Fehldeutung der Strangspitzen der 1. Proliferation des Keimepithels als mesenchymogenes Gewebe, weil zunächst nur wenige schmale Verbindungsabschnitte zum Keimepithel vorliegen. Außerdem weisen die Strangspitzen der 1. Proliferation des Keimepithels in Übereinstimmung mit STAHL/CARLON (1973) wenig Gemeinsamkeiten mit Epithelgewebe, aber einige Ähnlichkeit mit verdichtetem Mesenchym auf. Eine Erklärung dafür bieten jene Befunde, wonach zu Beginn der 1. Proliferation auch die Basalzellen des Keimepithels vor und nach ihrem Abgleiten in die Proliferationsstränge erst wenige, nach und nach zunehmende Gemeinsamkeiten mit Epithelzellen besitzen. WATZKAS (1961) Angaben über die Umwandlung von proliferierenden Keimepithelzellen zu einem mesenchymartigen Blastem, das sich sekundär wieder zu Epithelgewebe differenzieren soll, treffen also für Vorgelembryonen nicht zu, weil ihre Basalzellen von Anfang an mesenchymähnlich sind. Das Keimepithel vermittelt deshalb einen anderen (epithelartigen) Eindruck als die Proliferationsstränge, weil sein Bild von den nicht abgleitenden, hochprismatischen, bipolaren Keimepithelzellen geprägt wird. Die Fehldeutung der Strangspitzen der 1. Proliferation des Keimepithels als Anlage der Urogenitalverbindung ergibt sich aus der Untersuchung zu kurzer Entwicklungsabläufe.

Die Genese von Rete testis und Rete ovarii erfolgt in Übereinstimmung mit SWIFT (1915), HAMILTON (1952), VENSKE (1954), WITSCHI (1956) und STAHL/CARLON (1973) aus dem Mesenchym. Sie beginnt aber im Gegensatz zu denselben Literaturangaben noch nicht nach 4 1/2 Bebrütungstagen, sondern erst nach 10 Bebrütungstagen. Diese Abweichungen erklären sich aus der Fehldeutung der Strangspitzen der 1. Proliferation als Urogenitalverbindung. Nach den Literaturstellen sollen in der 1. Hälfte der Bebrütungszeit aus Mesenchymzellen epitheloide Stränge entstehen, die nach VENSKE (1954) Verbindung zu den Bowmanschen Kapseln aufnehmen sollen und nach Umwandlung in Epithelstränge ohne erkennbare Grenze in die Stränge der 1. Proliferation übergehen (STAHL/CARLON, 1973). Wenn diese Angaben wirklich zuträfen, dann müßte zu Beginn der 2. Hälfte der Bebrütungszeit eine Rückwandlung zu Mesenchymzellen erfolgen, da nach meinen Befunden die früheste Anlage des Reteblastems aus zusammengelagerten Mesenchymzellen besteht. In Übereinstimmung mit SAUER (1974) wird das Reteblastem aber erst viel später - um den Schlüpftermin - epitheloid, und schließlich erfolgt bei wenige Tage alten Küken die Umwandlung zu Rete-Epithelzellen. Eine derartige hypothetische Entwicklung (1. Hälfte der Bebrütungszeit laut Literaturstellen: Mesenchymzellen - epitheloide Stränge - Epithelstränge; 2. Hälfte der Bebrütungszeit: Mesenchymzellen - epitheloide Stränge - Epithelstränge) wäre beispiellos und kann im ganzen nicht bestätigt werden. Nur die Entwicklungsabläufe der 2. Hälfte der Bebrütungszeit wurden durch meine Befunde sowie durch BUDRAS/SAUER (1975a) bewiesen. Die Angaben über die 1. Hälfte der Bebrütungszeit wurden jedoch durch meine Befunde widerlegt.

Für die Behauptung von HAMILTON (1952), nach der es mit Beginn der 1. Proliferation des Keimepithels zu einem Herausdrängen der

Urogenitalverbindung aus dem Hilusbereich der Gonadenanlage in Richtung Urniere kommen soll, dürften lediglich didaktische Überlegungen ausschlaggebend gewesen sein. Sie sind jedoch für das Verständnis der wahren Entwicklungsvorgänge eher abträglich und können nicht durch morphologische Daten gestützt werden. Bestritten werden auch die Angaben über eine Verbindung von Bowmanschen Kapseln mit den blind endenden Strangspitzen der vermeintlichen Urogenitalverbindung, bei denen es sich nach meiner Untersuchung um die Strangspitzen der 1. Proliferation des Keimepithels handelt. Wie eindeutig bewiesen werden konnte, erfolgt keine unmittelbare, sondern lediglich eine mittelbare Verbindung, die durch die Zwischenschaltung des mesenchymogenen Reteblastems geschaffen wird. Die Verbindung erfolgt auch nicht mit blind endenden Strangspitzen der 1. Proliferation, sondern mit bogenförmig im Hilusbereich vorbeiziehenden Mittelabschnitten der Stränge, die von der Konvexität des Bogens dem Reteblastem ein gestieltes, knopfförmiges Verbindungsstück zur Anlagerung entgeschicken. Dieser Verbindungsmodus erklärt die überwiegend Y-förmige Einmündung zweier Proliferationsstränge (der späteren Tubuliseminiferi) über ein gerades Verbindungsstück in die Längsseite des Rete testis.

Eine epitheliogene Entwicklung von Rete testis bzw. Rete ovarii aus den Strängen der 1. Proliferation ist entgegen BALINSKY (1970) nicht gegeben, und die Deutung der Rete-Epithelzellen als modifizierte Sertolizellen ist unzutreffend, denn eine Proliferation des Reteblastems aus dem Keimepithel oder sekundär aus den Strängen der 1. Proliferation kann nicht beobachtet werden. Letzteres ist auch deshalb nicht möglich, weil zum Entstehungszeitpunkt des Reteblastems die Keimepithelzellen in den Strängen der 1. Proliferation untereinander fest durch Haftstrukturen verankert sind. Zum anderen

müßten die Keimepithelzellen dabei den nachgewiesenen Mesenchymzellcharakter annehmen und benachbarte Urkeimzellen mitnehmen. Urkeimzellen können aber im Reteblastem und in noch lumenlosen Abschnitten des Rete testis nicht nachgewiesen werden⁵⁾. Bei anderslautenden Angaben dürfte es sich um Verwechslungen mit Ganglienzellen handeln, die besonders im Ovar den Reteblastemsträngen nicht ganz selten anliegen.

Wie meine Befunde belegen, wird bei Proliferationen aus dem Epithel die Basalmembranbegrenzung als hüllenartiger Überzug mitgenommen. Da das Reteblastem jedoch erst allmählich, ab dem 15. Bebrütungstag eine Basalmembran erhält, ist auch aus diesem Grund eine Proliferation aus dem Keimepithel ausgeschlossen. Eindeutig widerlegt wird diese Ansicht auch durch die Befunde über ein Zusammenwachsen von zwei entfernt gelegenen Kondensationspunkten, wodurch erst allmählich ein strangförmiges Kontinuum entsteht. Im Vergleich mit den Kondensationspunkten ist das dazwischenliegende Mittelstück in seiner Entwicklung etwas zurückgeblieben, weil seine Zellen noch am 18. Bebrütungstag große Ähnlichkeit mit zusammengelagerten Mesenchymzellen aufweisen und erst die frühesten Spuren einer Basalmembranumgrenzung erkennen lassen.

Für das weibliche Geschlecht ist eine Proliferation der Reteblastemstränge aus dem Keimepithel oder aus den Strängen der 1. Proliferation ausgeschlossen, weil die ersteren zu keiner Entwicklungs-

5) Die nach der Lumenbildung im Rete testis vorkommenden Spermato gonien sind versprengte Zellen, die im Zusammenhang mit der Lumenbildung verlagert werden. Das trifft auch für die sehr wenigen modifizierten Sertolizellen zu, die vor der Geschlechtsreife kaum, jedoch danach durch die Ausbildung von tentakelartigen Zellfortsätzen als hochprismatische Zellen eindeutig von den stark abgeflachten Rete-Epithelzellen zu unterscheiden sind (BUDRAS/SAUER, 1975a).

phase eine Verbindung zu den Strängen der 1. Proliferation erkennen lassen (HÜFTMANN).

Eine epitheliogene Entwicklung aus den Bowmanschen Kapseln oder aus den Hauptstücken der Urniere muß ebenfalls bestritten werden, weil auch hier die oben genannten Argumente sinngemäß gelten.

In der vergleichenden Säugetierkunde wird sowohl eine epitheliogene Reteentwicklung (beim Kaninchen von EGLI, 1876 und beim Hund von GIER/MARION, 1968) als auch eine mesenchymogene Herkunft angegeben (beim Menschen von FELIX, 1911). Ob diese Angaben tatsächlich durch artspezifische Unterschiede begründet sind oder ob es sich lediglich um unterschiedliche Auffassungen handelt, kann hier nicht geklärt werden.

Für die Geschlechtsdifferenzierung wurden ein morphologisches Hauptkriterium und mehrere Nebenkriterien herausgearbeitet. Letztere sind für die Geschlechtsbestimmung nur von bedingtem Wert, weil sie zum einen erst verhältnismäßig spät verwertbar sind und zum anderen - wegen individueller morphologischer Abweichungen - nicht immer eindeutige Aussagen ermöglichen.

Für die Vermutung von WALDEYER (1870) über die Möglichkeit einer Geschlechtsbestimmung nach 3 1/2 Bebrütungstagen an Hand der Keimepithelstärke gibt es in Übereinstimmung mit SERNOFF (1874) keine Bestätigung. Die Angaben über einen Größen- und Entwicklungsvorsprung der linken Gonadenanlage treffen nach meinen Befunden generell für beide Geschlechter zu. Der Größenunterschied wird auch beim Hahn zu keiner Zeit aufgeholt und ist noch nach der Geschlechtsreife erkennbar. Mögliche graduelle Unterschiede zwischen beiden Geschlechtern in sehr frühen Entwicklungsstadien müßten an einer größeren Anzahl von Embryonen überprüft werden.

2. Geschlechtshomologie der Gonadenanteile

Nachfolgend werden unter Berücksichtigung der Embryogenese die Strukturen der Gonaden tabellarisch aufgeführt und, wo nötig, wird die Homologie begründet.

Tabelle 1: Geschlechtshomologe Gonadenanteile und ihre Herkunft

Weibliche Gonade	Männliche Gonade	Herkunft
Epiovarium	Epiorchium	Zölomepithel
Tunica albuginea ovarii	Tunica albuginea testis	Mesenchym
Folliculus ovaricus	Tubulus seminifer con-	Zölomepithel
	tortus	und Keimsichel
Chordae medullares	Tubulus seminifer con-	Zölomepithel
Tubuli medullariae	tortus	und Keimsichel
Oogonium bzw. Gono-	Epithelium spermato-	Keimsichel
cytus primordialis	genicum	
Cellula granulosa resp.	Cellula sustentacularis :	Zölomepithel
Keimepithelzellen	Cellula sustentacularis :	Zölomepithel
Stroma ovarii		
Interstitium ovarii	Interstitium testis	
Theca interna	Stratum fibrosum	Mesenchym
Theca externa	Stratum myoideum	
Interstitiocytyus ovarii		Chordae medullares
(epitheliogenitus)		Tubuli medullariae
Interstitiocytyus ovarii	Interstitiocytyus testis :	Mesenchym
(mesenchymogenitus)	(mesenchymogenitus)	
Rete ovarii	Rete testis	Mesenchym

Die Tunica albuginea testis und die Tunica albuginea ovarii sind eindeutig homolog, da sie zur gleichen Zeit allmählich aus Mesenchymzellen entstehen. Die Homologisierung der Tunica albuginea testis mit der "primären Tunica albuginea ovarii" (BRODE, 1928; WIL-LIER, 1939; HAMILTON, 1952; VENSKE, 1954 und ROMANOFF, 1960) ist deswegen hinfällig, weil letztgenannte nicht existiert. Entsprechend abzulehnen ist die Wertung der bleibenden Tunica albuginea ovarii als sekundäre Bildung.

Die Tubuli seminiferi testis und die Eifollikel verschiedener Größe sind miteinander und zusätzlich mit den Marksträngen (Chor-dae medullares) samt Markstranglakunen (Tubuli medullariae) homolog (UNSICKER, 1971; AUMÜLLER, 1974). Für die Homologisierung der Tubuli seminiferi mit den Eizellen (Oocytus) samt Granulosa-Epithelzellen (Cellula granulosa) spricht ihre gemeinsame embryonale Herkunft aus der Keimsichel bzw. aus dem Zölomepithel. Für die Serto-lizellen und Granulosa-Epithelzellen bestehen außerdem noch funk-tionelle Gemeinsamkeiten durch ihre Beteiligung an der Steroid-hormonsynthese (Granulosa-Epithelzellen: BOUCEK/SAVARD, 1970; WY-BURN et al., 1966; BUDRAS/WOHLONEN, 1973 - Sertolizellen: COOKSEY/ROTHWELL, 1972) und außerdem durch Stützfunktionen und nutritive Aufgaben (SCHULZE, 1974). Gegen die vorgenommene Homologisierung könnte lediglich die Abstammung der Tubuli seminiferi aus der 1. Proliferation und die der Eifollikel (Folliculus ovaricus) aus der 2. Proliferation des Keimepithels ins Feld geführt werden. Es be-stehen hierbei jedoch keine grundsätzlichen Unterschiede, da beide Proliferationen aus demselben Mutterboden erfolgen. Darüberhinaus liegen zwischen den Zellen beider Proliferationen des Keimepithels zahlreiche morphologische Übereinstimmungen vor (siehe Befunde S. 22). Das betrifft sogar das jeweilige Vorkommen von "lining

bodies", die als Transportorganellen spezifische Funktionen bei der Dottersynthese wahrnehmen (BELLAIRS, 1965). Wegen der vielen Gemeinsamkeiten sollte eher von nur einer Proliferation gesprochen werden, die aus 2 Hauptschüben besteht. Die Richtigkeit der Homologisierung der Markstränge samt Markstranglakunen mit den Tubuli seminiferi (und auch mit den Eifollikeln) ist experimentell untermauert. Die linksseitige Kastration weiblicher Küken führt nämlich zur Umwandlung der Markstränge samt Markstranglakunen zu Tubuli seminiferi, so daß infolge der eingetretenen Geschlechtsumkehr (DOMM, 1927; HÖFTMANN, 1976) eine Struktur-Identität eingetreten ist. Deshalb stellen die Markstränge samt Markstranglakunen die eigentlichen heterosexuellen Anteile der weiblichen Gonade dar (WATZKA, 1957), da sich kastrationsbedingt die Urkeimzellen zum Samenepithel (Epithelium spermatogenicum) und die Keimepithelzellen zu den Sertolizellen umwandeln. Dies geschieht unter dem Einfluß der Zwischenzellen, die bei Modifikation ihrer Funktion für die Erhöhung des Androgenspiegels verantwortlich sein dürften.

Bei der hier vorliegenden Homologisierung wird von der Literaturauffassung abgewichen, nach der zum Beispiel die Granulosa-Epithelzellen den (mesenchymogenen) Zwischenzellen homolog sein sollen (beim Rind: GROPP/OHNO, 1966). Dieser Irrtum dürfte auf falschen Angaben, nämlich einer mesenchymogenen Entwicklung der Prägranulosazellen beruhen (beim Sperling: BLOCKER, 1933; beim Huhn: HUGES, 1963 und beim Rind: GROPP/OHNO, 1966). Zu dieser Fehldeutung kam es sicherlich wegen der teilweise fixationsbedingten lockeren Textur der Stränge der 2. Proliferation und wegen der langen Zellausläufer der Prägranulosazellen, die an Mesenchymzellen erinnern (DANTSCHAKOFF, 1941).

Die testikulären Zwischenzellen (Interstitialcytus testis) sind mit den mesenchymogenen Zwischenzellen (Interstitialcytus ovarii mesenchymogenitus) aufgrund ontogenetischer, funktioneller, enzymhistochemischer (SCHEIB/HAFFEN, 1968) und ultrastruktureller (BUDRAS/PREUSS, 1973) Gemeinsamkeiten eindeutig homolog. In der Feinstruktur bestehen lediglich geringgradige Unterschiede in Bezug auf die morphologischen Charakteristika einer Steroidhormonsynthese (glattes eR, Lipoidtropfen, Tubulimitochondrien). Diese Unterschiede gleichen sich jedoch nach experimenteller Stimulierung mit Gonadotropin aus. Das wird bei der Untersuchung von CONNEL (1972) nur deshalb nicht deutlich, weil sie aufgrund ihrer Versuchsanordnung nur einen sehr geringgradigen Stimulierungseffekt erzielte.

Für die epitheliogenen ovariellen Zwischenzellen (Interstitialcytus ovarii epitheliogenitus) ist die Homologisierung nicht so einfach vorzunehmen. Bei abweichender Abstammung, nämlich aus den Marksträngen samt Markstranglakunen, werden sie dennoch mit den mesenchymogenen Zwischenzellen des Ovars homologisiert, weil nach ihrer Ausreifung keine funktionellen und morphologischen Unterschiede zu diesen vorliegen. Trotz der Abweichungen in der Ontogenese ist eine derartige Homologisierung möglich, wofür die Urkeimzellen (Gonocytus primordialis) des Vogels mit ihrer Genese in der Keimsichel und die homologen Zellen der Säugetiere mit ihrer Genese im Dottersackepithel als Beispiel angeführt werden. Eine Homologisierung der epitheliogenen Zwischenzellen mit den Sertolizellen und den Granulosa-Epithelzellen ist aufgrund ontogenetischer Gemeinsamkeiten in Betracht zu ziehen, muß aber vor allem wegen erheblicher morphologischer und auch funktioneller Abweichungen abgelehnt werden.

Die Homologisierung der Geschlechtssteroidhormon produzierenden Noduli epoophori (BUDRAS, 1972) mit den Noduli epididymidis ist von BUDRAS/SAUER (1975a) belegt worden.

Rete testis und Rete ovarii sind wegen ontogenetischer und weitgehender morphologischer Übereinstimmung unbestreitbar homolog. Die Fehlhomologisierung von Rete testis mit Markstranglakunen einerseits (WITSCHI, 1956; STAHL/CARLON, 1973) und der Markstränge (ohne Markstranglakunen) mit den Tubuli seminiferi andererseits kann nicht aufrechterhalten werden. Entgegen dieser Auffassung müssen die Markstränge und die aus ihnen entstehenden Markstranglakunen als morphologische Einheit aufgefaßt werden. Die Fehldeutung trat zutage, als das Rete ovarii erstmals von HÖFTMANN näher untersucht wurde und eindeutig von den Markstranglakunen sowie von den Epoophorontubuli abgegrenzt werden konnte, wenn auch beim Kaninchen (EGLI, 1876) durch extreme Aufblähung der Lakunen mit einhergehender Epithelabflachung eine hochgradige, und beim Hahn eine geringgradige Ähnlichkeit zwischen Markstranglakunen und Rete testis besteht. Dabei blieb aber unberücksichtigt, daß diese Veränderungen, die in den Markstranglakunen vor und kurz nach Beendigung der Bebrütungszeit auftreten, beim Hahn eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Rete testis erst nach dessen Geschlechtsreife erkennen lassen. In den Markstranglakunen muß im Vergleich zu den homologen Tubuli seminiferi die frühzeitige Lumenbildung sowie die "Abgliederung" der Steroidhormon produzierenden epitheliogenen Zwischenzellen als Anzeichen der Frühreife und die frühzeitige Umfangsvermehrung der hier gelegenen Urkeimzellen als verfrühte Wachstumsperiode aufgefaßt werden. Nach der Frühreife erfolgt ein rasches Zugrundegehen, weshalb eine linksseitige Kastration nach der 3. Lebenswoche nicht mehr zur Geschlechtsumkehr und zur Entstehung von Tubuli seminiferi

aus Marksträngen samt Markstranglakunen führt (DOMM, 1927 und 1929). Die Frühreife der Markstranglakunen läßt im übertragenen Sinne den Vergleich mit einer Notblüte zu, die verfrüht beginnt und bei zeitlich verkürzter sowie formal geringgradiger Ausprägung rasch zugrunde geht.

Zusammenfassung

Nach vier Bebrütungstagen entsteht auf der Höhe der Urnierenanlage das Keimepithel im Zölomwinkel und nimmt einwandernde Urkeimzellen auf. Es besteht aus polygonalen Basalzellen und hochprismatischen bipolar ausgerichteten Zellen, die an die Zölomhöhle grenzen und als ortsständige Zellen miteinander durch Schlußleisten verankert sind. Die polygonalen Basalzellen erreichen die Zölomhöhle nicht und zeigen keine Bipolarität.

Nach 4 1/2 Bebrütungstagen wandern an verschiedenen Stellen des Keimepithels die Basalzellen unter Mitnahme von Urkeimzellen in die Tiefe und bilden so die Anfangsabschnitte der Stränge der 1. Proliferation. Die Deutung dieser Anfangsabschnitte als Anlage für das Rete testis bzw. Rete ovarii durch die meisten Untersucher ist irrig, denn das Reteblastem entsteht frühestens nach 10 Bebrütungstagen aus Mesenchymzellen.

Für die Geschlechtsbestimmung, die aufgrund histologischer Kriterien nach 6 1/2 Bebrütungstagen möglich ist, stellt die Ausbildung von Markstranglakunen das Hauptmerkmal dar. Alle übrigen in der Literatur genannten Merkmale sind nur bedingt verwertbare Nebenkriterien. Die Literaturstellen über eine epitheliogene und mesenchymogene Herkunft der Zwischenzellen des Ovars werden bestätigt. Im fetalen Hoden stellen die zahlreich vorhandenen peritubulären Mesenchymzellen fast ausnahmslos Vorstufen für die Leydigschen Zwischenzellen dar, was nach experimenteller Gonadotropingabe deutlich wurde.

Summary

After 4 days of incubation the germinal epithelium differentiates in the coelomic angle medial to the mesonephros and is invaded by migrating primordial germ-cells. The germinal epithelium consists of polyhedral basal cells and high columnar cells distinct bipolar of nature. The high columnar cells bordering the coelomic cavity are anchored to each other by terminal bars. The polyhedral basal cells do not reach the coelomic cavity and show no bipolarity.

After 4 1/2 days of incubation the basal cells migrate inward from different regions of the germinal epithelium taking with them primordial germ-cells and constituting the cords of the 1st proliferation. The interpretation of the tips of the cords as the anlage of the rete testis or rete ovarii by most investigators is erroneous, since the reteblastema originates from mesenchymal cells and not earlier than the 10th day of incubation.

Sex-determination using histological criteria is possible after 6 1/2 days. The development of lacunae in the medullary cords of the ovarian anlage is the most significant characteristic. All the other criteria used for sex-determination are unreliable and of limited value.

This work confirms recent publications stating the origin of the interstitial cells of the ovary as both epithelial and mesenchymal. The numerous mesenchym cells surrounding the tubules in the foetal testicle represent, almost without exception, the first stages of the interstitial cells of Leydig. This was confirmed by experimental application of gonadotrophine to day-old chicks for a duration of 10 days.

L'épithélium germinatif se forme, après quatre jours d'incubation, au niveau de l'ébauche du rein primitif dans l'angle coelomique et accueille des cellules germinales primordiales. Il consiste en cellules basales polygonales et en hautes cellules prismatiques arrangées bipolairement qui bordent la cavité coelomique en tant que cellules stationnaires, reliées entre elles par des barres terminales. Les cellules basales n'atteignent pas la cavité coelomique et ne montrent pas de bipolarité.

Dans plusieurs endroits de l'épithélium germanitif, après 4 1/2 jours d'incubation, les cellules basales se déplacent dans la profondeur en emportant des cellules germinales primordiales et formant ainsi les pointes des cordes de la 1^{re} prolifération. L'interprétation de ces pointes des cordes comme ébauche pour le rete testis ou encore le rete ovarii, donnée par la plupart des investigateurs, est erronée, le blastème du rete ne se formant de cellules mésenchymateuses qu'après 10 jours d'incubation au plus tôt.

Pour la détermination du sexe qui, en raison de critères histologiques, est possible après 6 1/2 jours d'incubation, la formation des lacunes représente le caractère principal. Tous les autres indices, mentionnés dans la littérature, ne sont que des critères secondaires d'une utilisation limitée. Les passages littéraires sur le développement épithéliogène et mésenchymogène des cellules interstitielles de l'ovaire sont confirmés. Dans le testicule fœtal, les nombreuses cellules mésenchymateuses pérیتubulaires représentent, presque sans exception, des premiers degrés pour les cellules interstitielles de Leydig, ce qui fut évident après application expérimentale de gonadotrophine.

Abbildungen

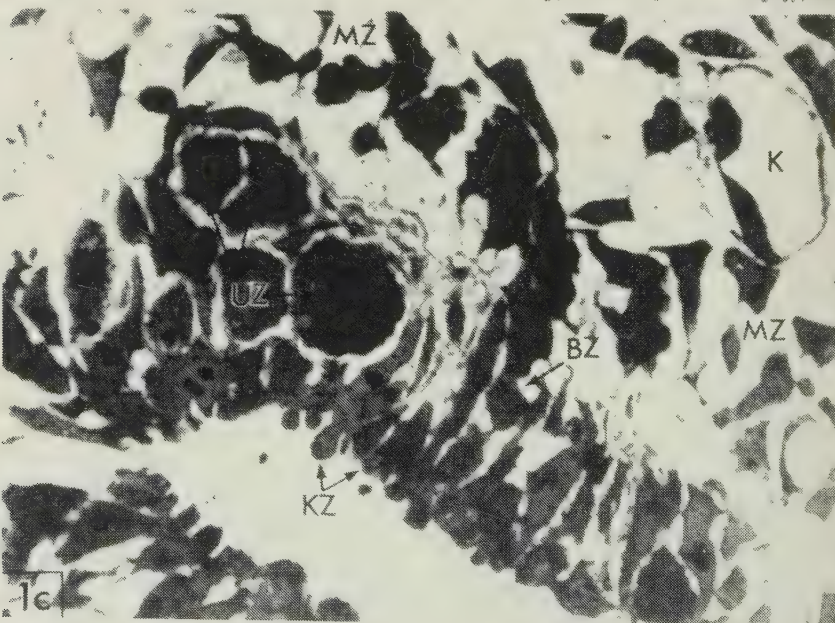
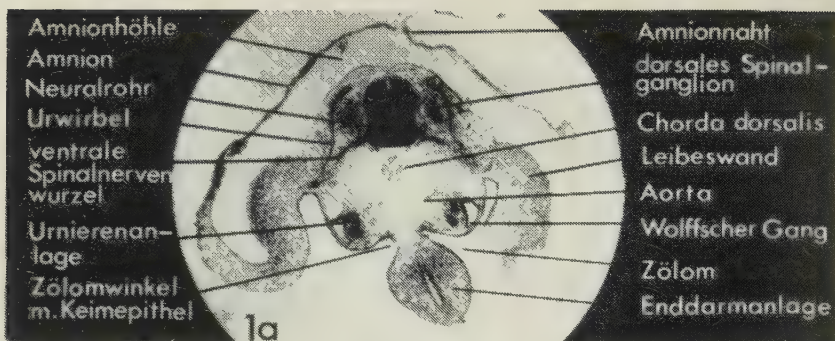


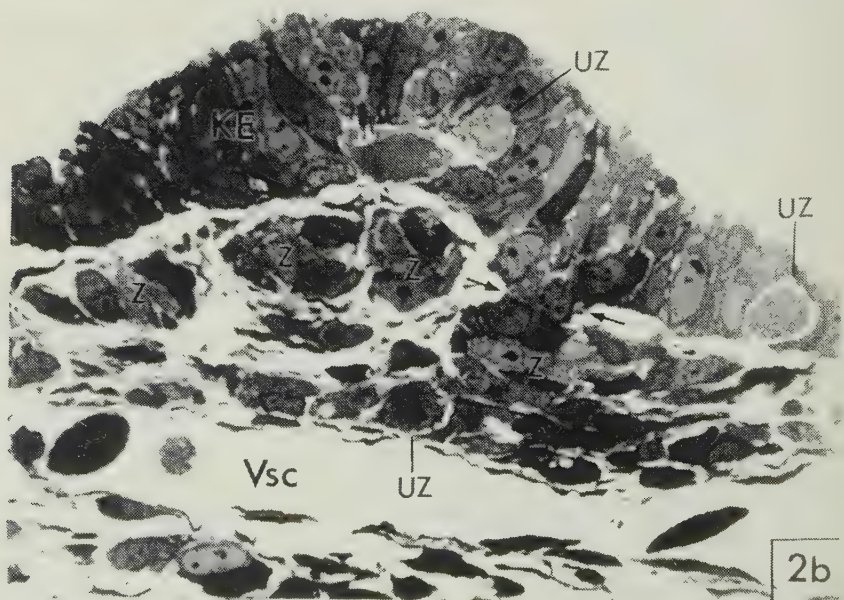
Abb. 1 a: Transversalschnitt durch einen Hühnerembryo in Höhe der Urogenitalanlage nach 4 Bebrütungstagen. (ca. 20 X)

Abb. 1 b: Ausschnittvergrößerung (aus Abb.1 a) der Urogenital- und Enddarmanlage. A Aorta; D Darmanlage; KE Keimepithel; UN Urnierenanlage; Vsi Vena subintestinalis; Vcc Vena cardinaliscaudalis; Vsc Vena subcardinalis; WG Wolffscher Gang. (ca. 90 X)

Abb. 1 c: Ausschnittvergrößerung (aus Abb.1 a) der Gonadenanlage. Das Keimepithel enthält hochprismatische Keimepithelzellen (KZ), Basalzellen (BZ) und Urkeimzellen (UZ), die von Ausläufern der Keimepithelzellen allseitig umfaßt werden. Am linken Bildrand ist das Keimepithel (artifiziert) eingerissen. MZ Mesenchymzellen; K Kapillare. (ca. 1450 X)



2a



2b

bb. 2 a : Transversalschnitt durch einen Hühnerembryo nach 4 1/2 Bebrütungstagen in Höhe der rechten (G_r) und linken Gonadenanlage (G_l). UN Urnierenkörperchen; D Darm; GA Gekrösearterie; UT Urnientubuli; MG erste Anlage des Müllerschen Ganges, der sich aus hochprismatischen Zölomepithelzellen differenziert. Vsc Vena subcardinalis; WG Wolffscher Gang. (ca. 100 X)

bb. 2 b : Ausschnittvergrößerung (Abb. 2 a) der linken Gonadenanlage mit Urkeimzellen (UZ). Z Zellstränge der 1. Proliferation des Keimepithels, die mit dem Keimepithel (KE) in Verbindung stehen (Pfeilspitzen). (ca. 1100 X)



Abb. 3 : Keimepithel nach 5 Bebrütungstagen mit hochprismatischen bipolar ausgerichteten Zellen (KZ) und den Basalzellen (BZ), die aktiv in einen Zellstrang der 1. Proliferation (Z) abgleiten. Die Basalmembran (BM) des Keimepithels setzt sich als hüllenartiger Überzug kontinuierlich auf die Zellstränge der 1. Proliferation fort. (ca. 10500 X)

Der Bildeinsatz zeigt einen vergrößerten zölomseitigen (ZÖ) Zytoplasmabereich mit Ergastoplasma (EG); Filamentbündeln (F); Lipoidtropfen (L); Mitochondrien (M) und einer Schlußleiste (S). (ca. 27600 X)

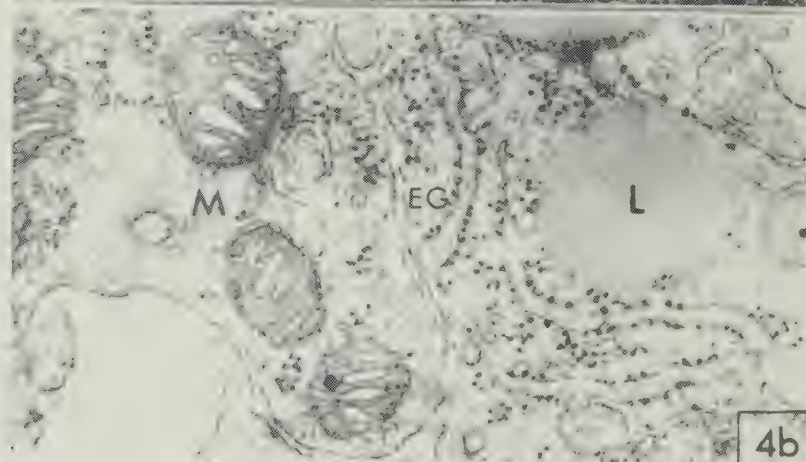
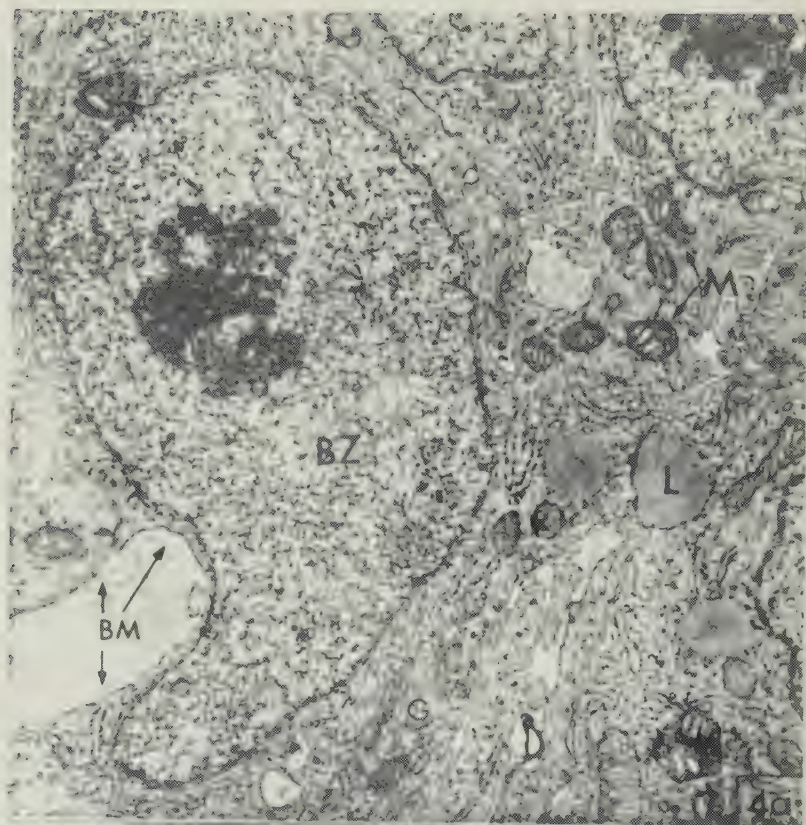
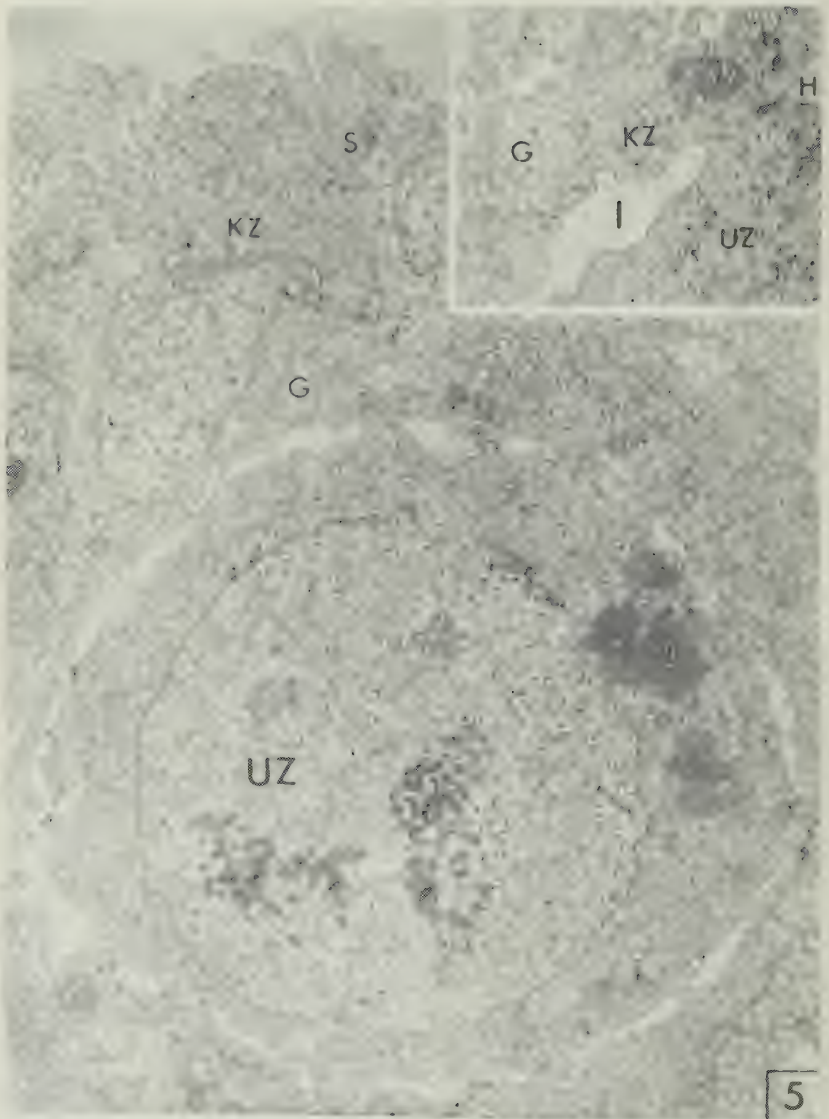


Abb. 4 a : Die Ausschnittvergrößerung aus der Abb. 3 zeigt eine Basalzelle (BZ), die vom Keimepithel in einen Zellstrang der 1. Proliferation abgeleitet, wobei der Basalmembranüberzug (BM) des Keimepithels mitausgestülpt wird. G Golgi-Apparat. (ca. 25000 X)

Abb. 4 b : Ausschnittvergrößerung aus einer Basalzelle in Abb. 4 a
Ergastoplasma (EG); Lipoidtropfen (L) und Mitochondrien (M). (ca. 77000 X)



3 : Keimepithel nach 5 Bebrütungstagen mit hochprismatischen bipolar ausgerichteten Zellen (KZ) und den Basalzellen (BZ), die aktiv in einen Zellstrang der 1. Proliferation (Z) abgleiten. Die Basalmembran (BM) des Keimepithels setzt sich als hüllenartiger Überzug kontinuierlich auf die Zellstränge der 1. Proliferation fort. (ca. 10500 X)
Der Bildeinsatz zeigt einen vergrößerten zölomseitigen (ZÖ) Zytoplasmabereich mit Ergastoplasma (EG); Filamentbündeln (F); Lipoidtropfen (L); Mitochondrien (M) und einer Schlußleiste (S). (ca. 27600 X)

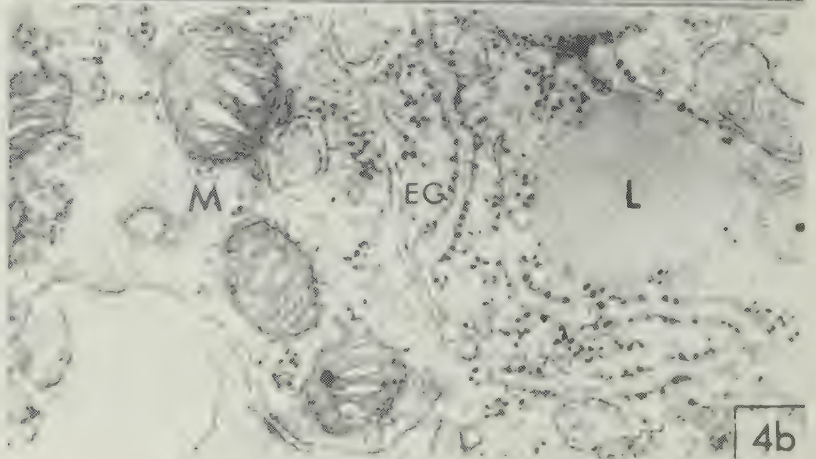
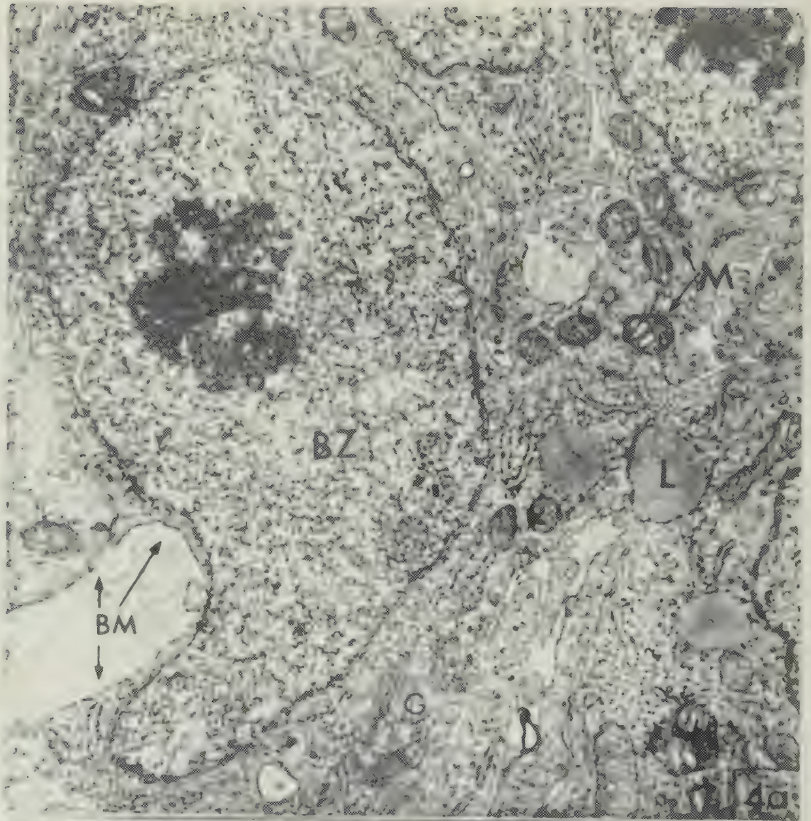
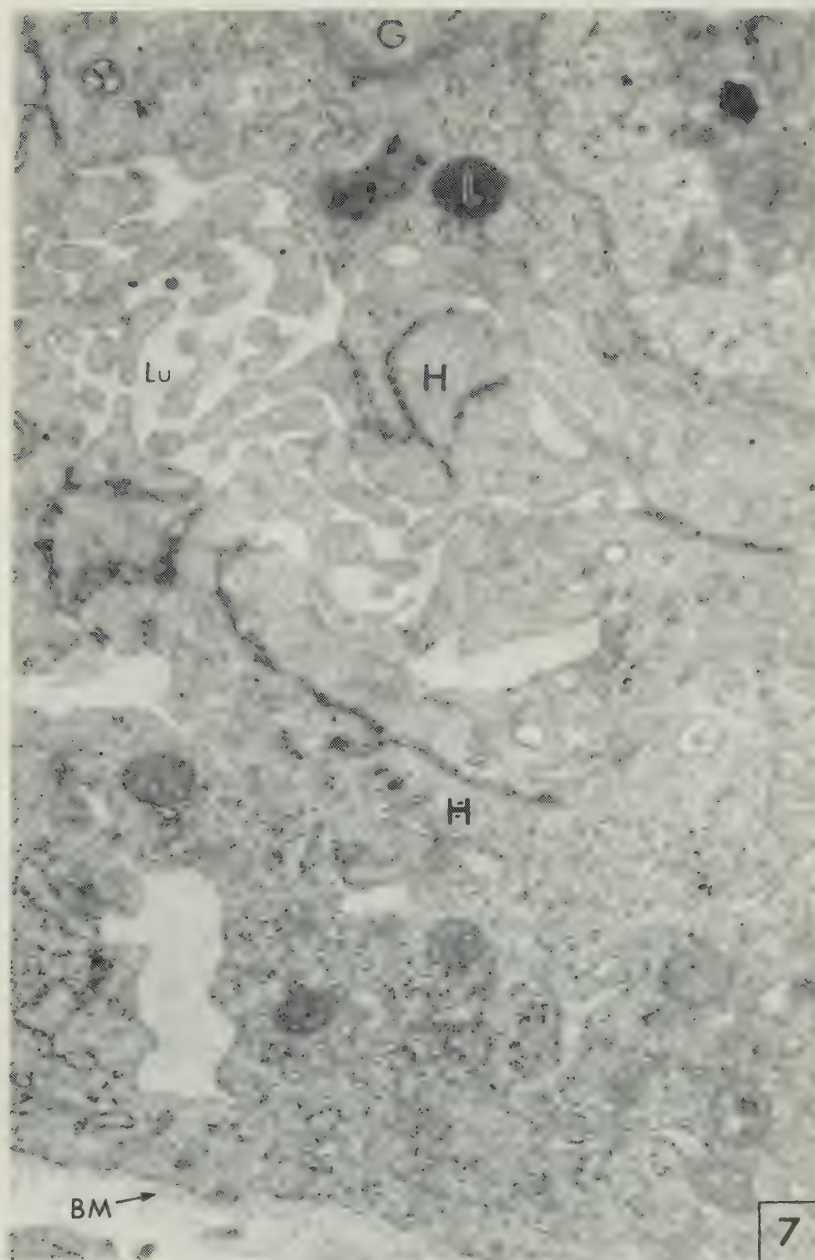


Abb. 6 a: Gonadenanlage nach 4 1/2 Bebrütungstagen mit S-förmigem Zellstrang der 1. Proliferation (Z) des Keimepithels (KE). MZ Mesenchymzellen; UZ Urkeimzellen. (ca. 1160 X)

Abb. 6 b: Auf der linken Bildhälfte entwickelt sich ab 4. Bebrütungstag (BT) aus stummelförmigen Anhäufungen von Basalzellen des Keimepithels (a) ein Zellkonus (a'), der während des 5. Bebrütungstages zum Zellkonglomerat (a'') wird und vom Keimepithel durch einen zellfreien Trennungsspalt teilweise abgeschnürt wird. Auf der rechten Bildhälfte geht aus dem Proliferationsstumpf (b) ein S-förmiger Proliferationsstrang (b') hervor, aus dem sich durch Anastomosierung seiner Schenkel ebenfalls ein Zellkonglomerat (b'') bildet. Vom Zellkonglomerat wachsen ab 5. Bebrütungstag Proliferationsstränge (Z) in Richtung Urniere aus. Die Basalmembran (BM) ist während dieses Entwicklungsstadiums noch nicht fortlaufend ausgebildet. Die Urkeimzelle (UZ₁) gleitet in einem Proliferationsstrang nach unten, UZ₃ wandert durch das Mesenchym in das Keimepithel ein, während UZ₂ im Mesenchym verbleibt.



. 7 : Die Markstranglakunen entstehen bei weiblichen Embryonen aus den Zellsträngen der 1. Proliferation des Keimepithels durch die Bildung eines sich ausweitenden Lumens (Lu), das durch auffällig lange Haftstrukturen (H) begrenzt wird. (ca. 27000 X). Die Abb. stammt vom 7. Bebrütungstag.

BM Basalmembran; L Lipoidtropfen; G Golgi-Apparat.

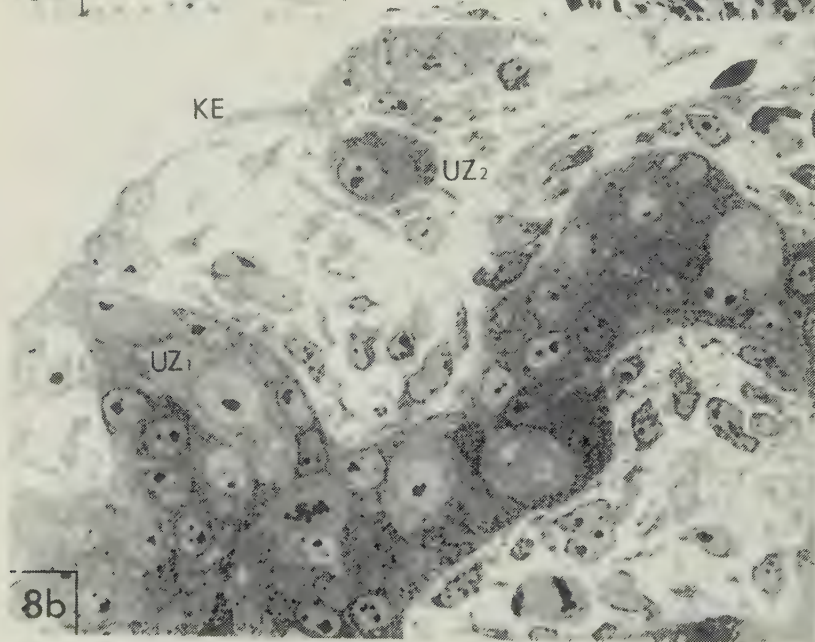
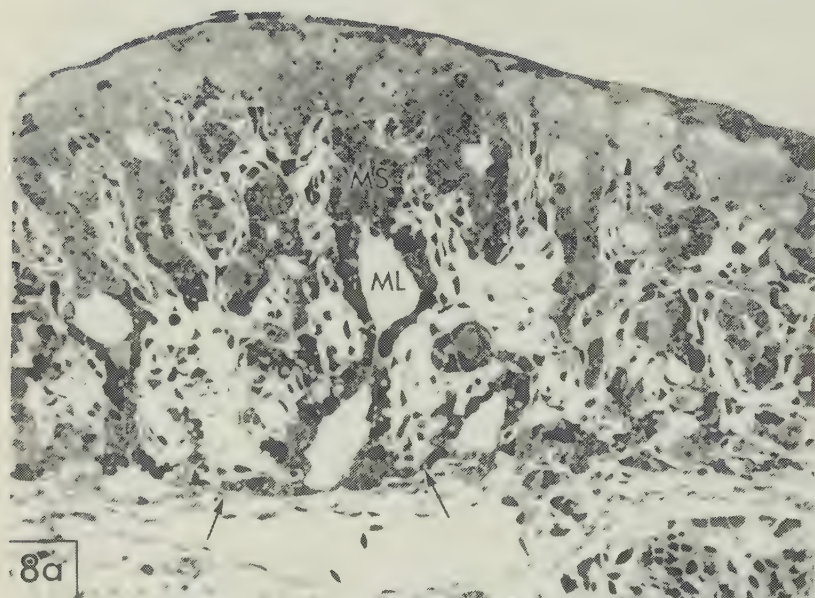


Abb. 8 a : Rechte Ovaranlage am 11. Bebrütungstag. Das Keimepithel ist bereits abgeflacht. Die aus den Marksträngen (MS) hervorgehenden Markstranglakunen (ML) sind urnierenseitig bogenförmig miteinander verbunden (Pfeil).
(ca. 510 X)

Abb. 8 b : Zellstrang der 1. Proliferation eines zehntägigen männlichen Embryo kurz vor der Ablösung vom Keimepithel (KE), das stellenweise schon völlig abgeplattet ist. Gerade abgleitende Urkeimzellen (UZ_1) nehmen eine längliche Zellform an. Einzelne Urkeimzellen (UZ_2) liegen frei im Mesenchym. (ca. 1000 X)

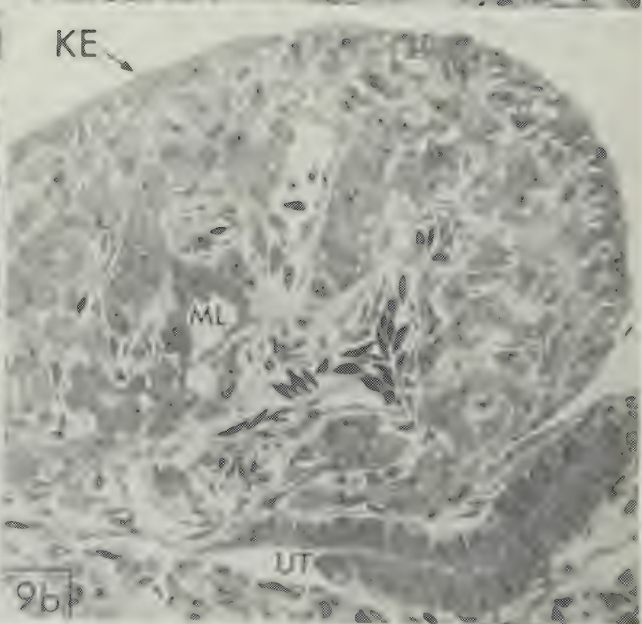
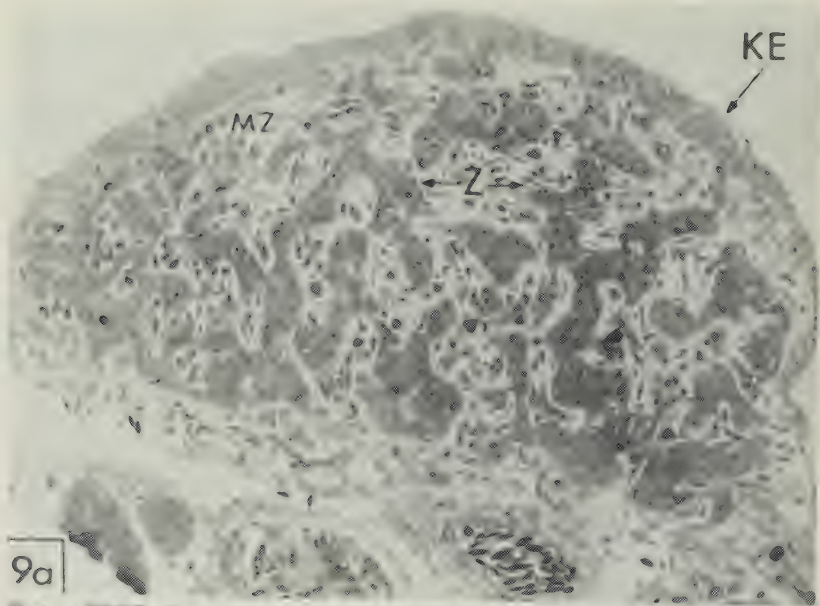


Abb. 9 : Rechts- (9 a) und linksseitige (9 b) Gonadenanlage eines weiblichen Embryo nach 7 Bebrütungstagen. Auf der rechten Seite anastomosieren die Zellstränge (Z) der 1. Proliferation des Keimepithels (KE) stärker miteinander. Links zeigen die Markstränge (MS) fließende Übergänge zu den Markstranglakunen (ML), was in Abb. 9 c bei stärkerer Vergrößerung deutlich wird. UT Urnientubulus; MZ Mesenchymzellen.

(Abb. 9 a ca. 280 X; Abb. 9 b ca. 400 X; 9 c ca. 760 X)

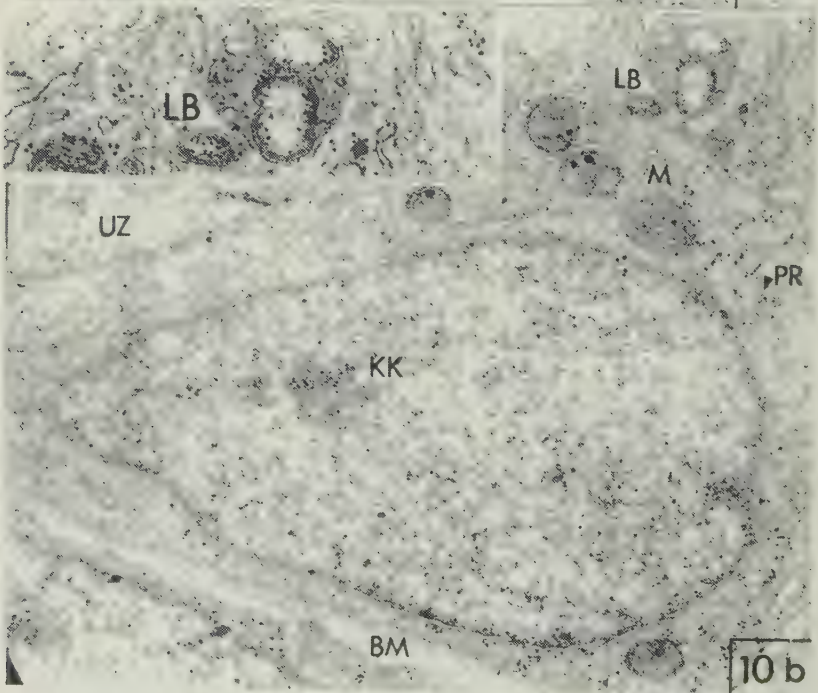
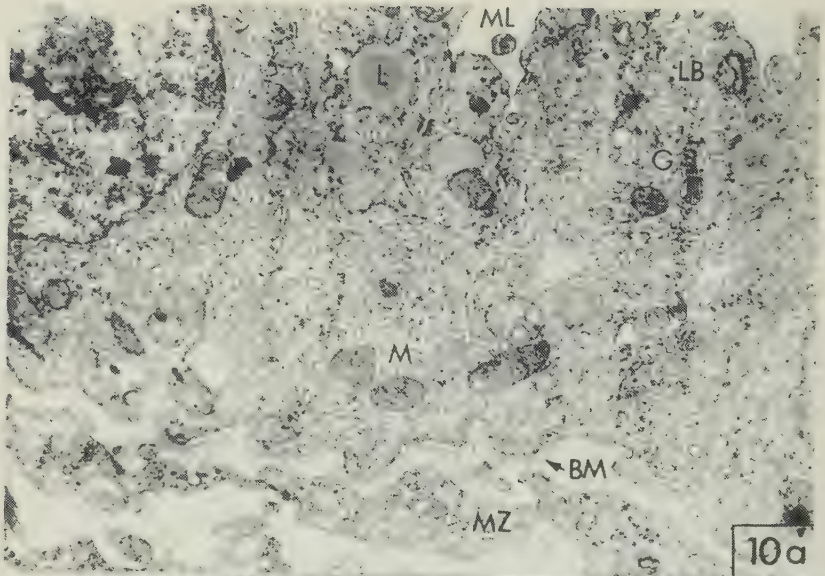


Abb. 10 a: Keimepithelzellen aus den Strängen der 1. Proliferation am 11. Bebrütungstag. (ca. 20000 X). LB lining body; BM Basalmembran; G Golgi-Apparat; L Lipoidtropfen; M Mitochondrien; ML Markstranglakune; MZ Mesenchymzelle.

Abb. 10 b: Keimepithelzelle aus der 2. Proliferation am 11. Bebrütungstag (ca. 36100 X) mit Ausschnittvergrößerung von "lining bodies" (aus Abb.10 b) (ca. 50600 X). LB lining body; BM Basalmembran; KK Kernkörperchen; M Mitochondrien; PR Polyribosomen; UZ Urkeimzelle.

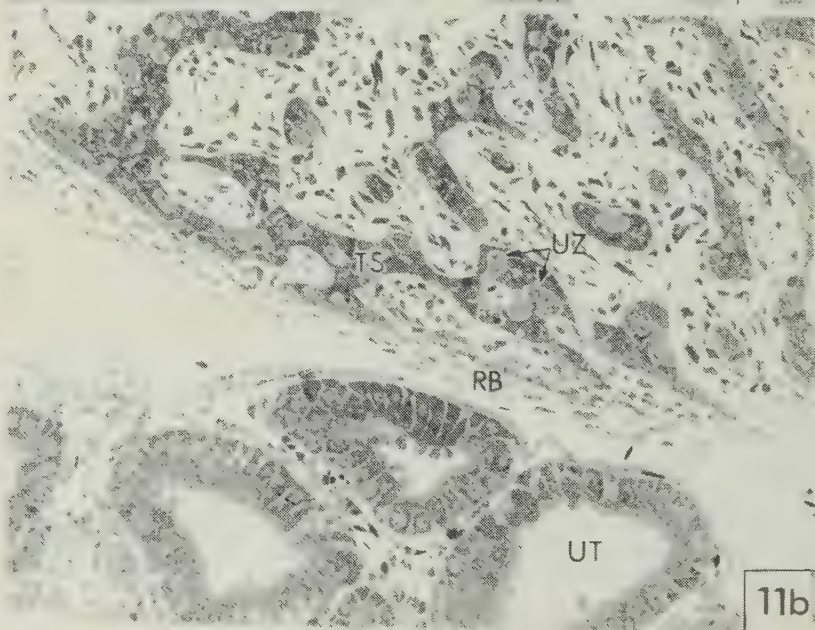
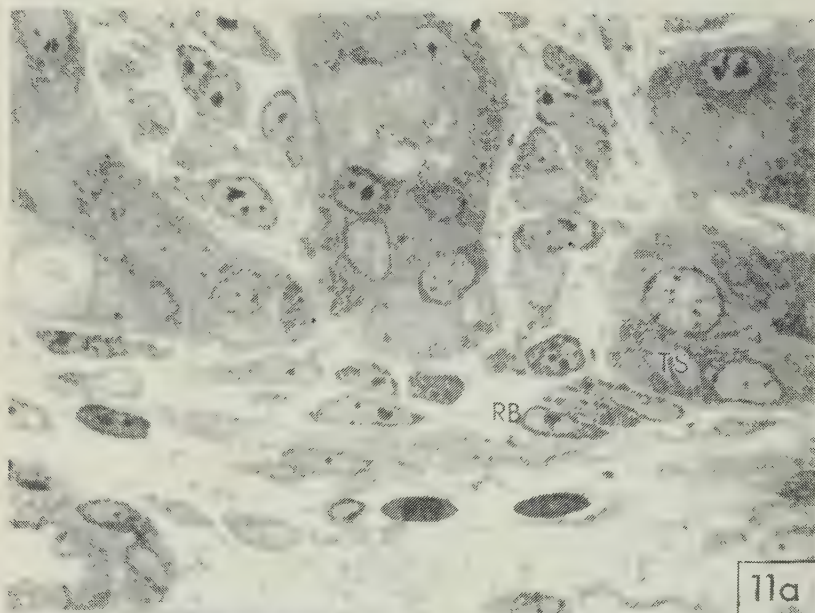
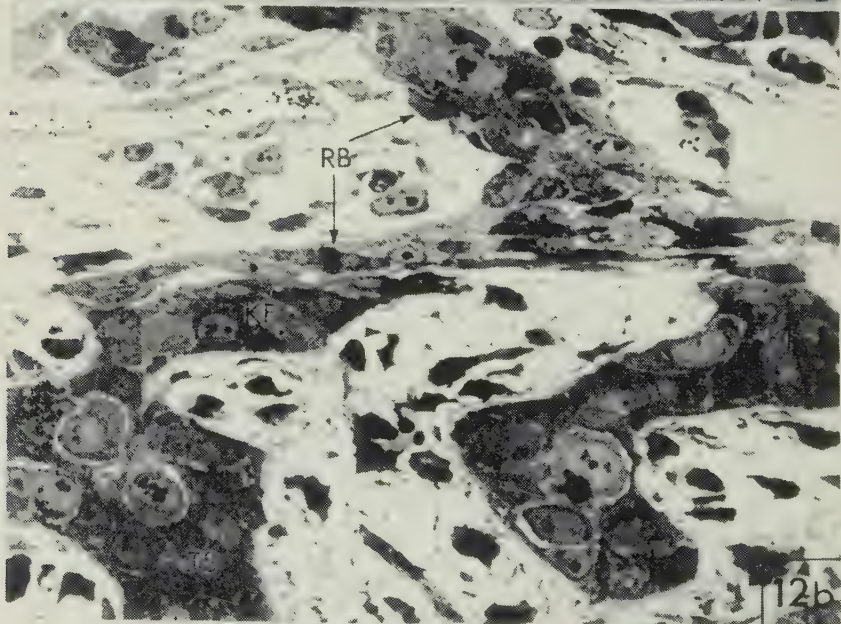
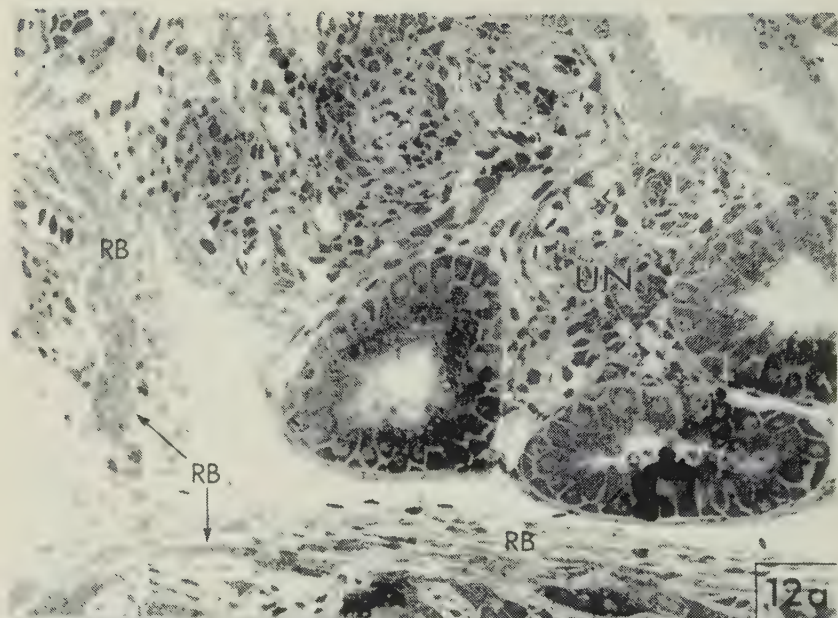


Abb. 11: Hodenhilusbereich nach 10 Bebrütungstagen (Abb. 11 a
- ca. 1400 X) und nach 14 Bebrütungstagen (Abb. 11 b
- ca. 320 X).

Abb. 11 a: Entstehung der Reteblastemstränge durch Zusammenlagerung und Längsausrichtung mesenchymogener Reteblastemzellen (RB), die im Hilusgebiet der Gonadenanlage mit den Anlagen der Tubuli seminiferi (TS) in Verbindung treten.

Abb. 11 b: Längsparallel zur Hodenkapselanlage ausgerichtete Reteblastemstränge (RB) treten mit knopfartigen Auswüchsen der bogenförmig im Hilusgebiet vorbeiziehenden Anlagen der Tubuli seminiferi (TS) in Verbindung.
UT Urnientubulus; UZ Urkeimzelle.



bb. 12 a : Hodenhilusgebiet mit angrenzender Urniere (UN) nach 14 Bebrütungstagen. Anlagerung von Reteblastemzellen (RB) an die Anlage der Tubuli seminiferi (TS). Der Reteblastemstrang, der in seinem Mittelabschnitt weniger differenziert erscheint, knickt, nachdem er zunächst parallel der Hodenkapsel verläuft, rechtwinklig in Richtung Urniere ab. (ca. 360 X)

bb. 12 b : Knopfartige Fortsätze (KF) der Tubuli seminiferi-Anlagen stellen die Verbindung zum Reteblastem her. (ca. 1050 X)

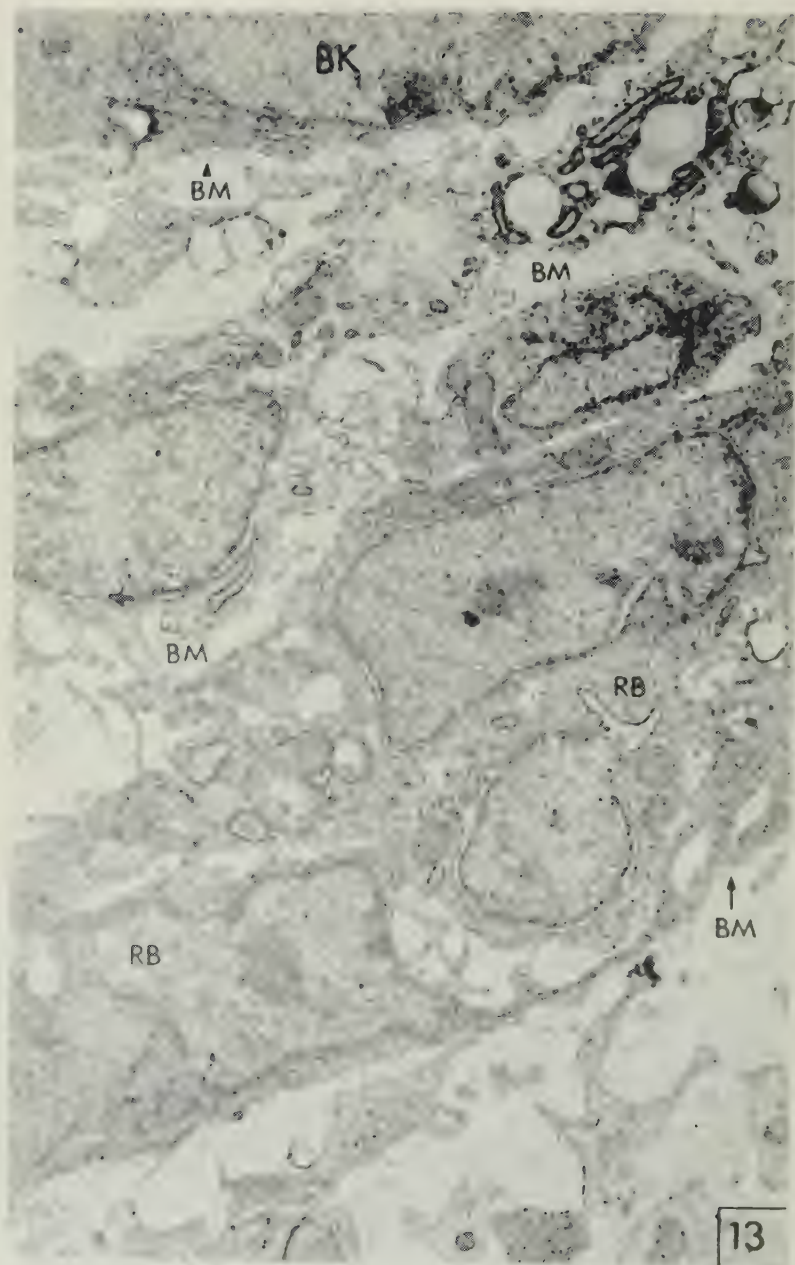


Abb. 13 : Reteblastemstrang (RB) und Basalmembranumgrenzung
(BM) kurz vor der Vereinigung mit der Bowmanschen
Kapsel (BK). (Verbindungsstelle nicht im Bild)
(ca. 21000 X)



Abb. 14 a : Reteblastem (RB) aus der unmittelbaren Nähe einer Bowmanschen Kapsel am 16. Bebrütungstag. Der bereits enge Interzellularspalt und die fortlaufende Basalmembran (BM) lassen schon einen Epithelcharakter erkennen. Lediglich die fingerartig ineinandergreifenden Zellfortsätze (ZF) weisen noch auf die mesenchymale Herkunft hin. (ca. 13500 X)

Abb. 14 b : Ausschnitt aus dem Mittelabschnitt eines Reteblastemstranges am 18. Bebrütungstag. Die sehr locker angeordneten und längsausgerichteten Reteblastemzellen besitzen noch Mesenchymzellcharakter. Die Basalmembranumgrenzung (BM) ist noch sehr undeutlich und diskontinuierlich. (ca. 8000 X)

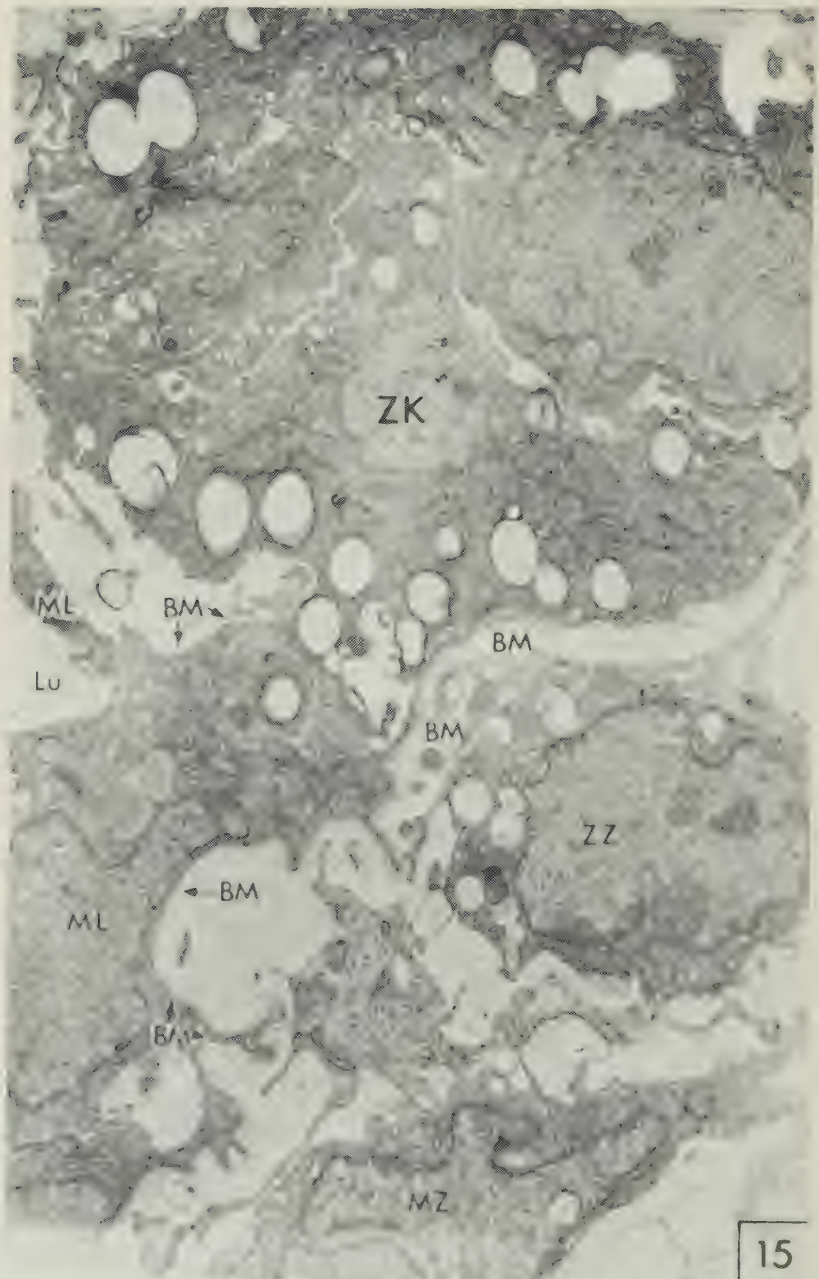


Abb. 15 : Ein epitheliogenes Zwischenzellknötchen (ZK), das aus der Wand einer Markstranglakune (ML) entstanden ist, steht mit dieser noch in kontinuierlichem Zusammenhang, was durch den Verlauf der Basalmembran verdeutlicht wird. Die einzeln liegende Zwischenzelle (ZZ) ist mesenchymaler Herkunft, da ihr eine Basalmembranumgrenzung fehlt. (ca. 14000 X)

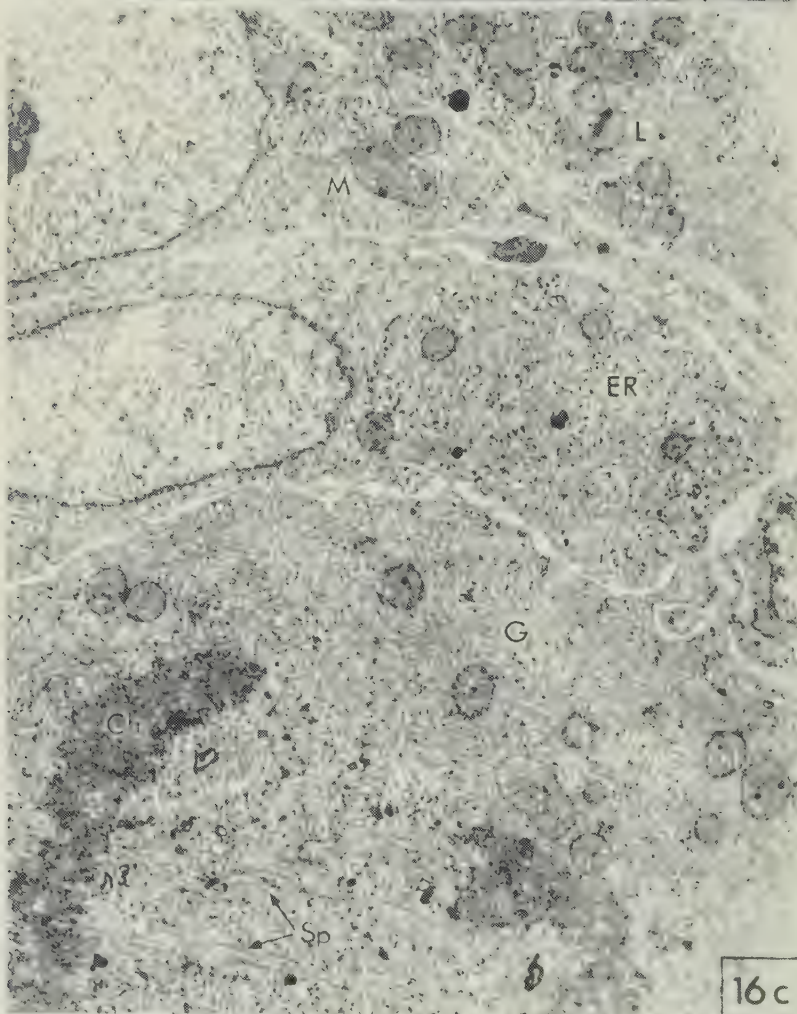
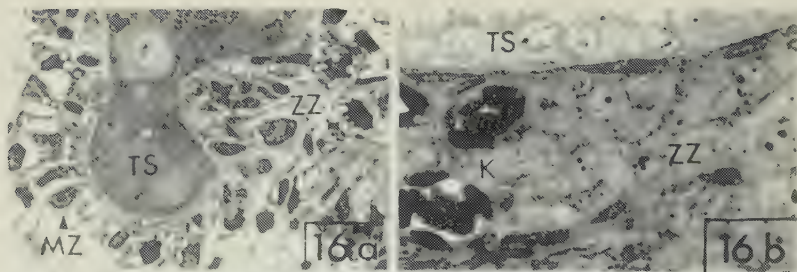


Abb. 16 a : Das Hodeninterstitium des Eintagsküken besteht vorwiegend aus Mesenchymzellen (MZ) sowie wenigen lipoidhaltigen Leydigischen Zwischenzellen (ZZ); TS Tubulus seminifer. (ca. 700 X)

Abb. 16 b : Nach zehntägiger experimenteller Gonadotropin-Stimulierung haben sich fast alle Mesenchymzellen zu epithelartig gelagerten Zwischenzellen umgeformt, deren Lipoidtropfen bei der Hormonsynthese weitgehend verbraucht wurden. K Kapillare mit Erythrozyten. (ca. 880 X)

Abb. 16 c : Nach zehntägiger experimenteller Gonadotropin-Stimulierung weisen die epithelartig gelagerten Zwischenzellen durch die Vermehrung des glatten endoplasmatischen Reticulum (ER), durch Tubuli-Mitochondrien (M), durch die Vergrößerung des Golgi-Apparates (G) und durch den weitgehenden Verlust der Lipoidtropfen (L) deutliche Anzeichen hormoneller Aktivität auf. Die untere Zelle befindet sich in mitotischer Teilung. Ch Chromosomen; Sp Spindelapparat. (ca. 15000 X)

- AUMÜLLER, G. (1974): Zur Feinstruktur des Maulwurfsovars (Talpa europaea, L.).
Z. Anat. Entw.gesch., 144, 1-18
- BALINSKY, B. (1970): An Introduction to Embryology, 3 ed.
Saunders Comp. Philadelphia-London
- BELLAIRS, R. (1965): The Relationship between Oocyte and Follicle in the Hen's Ovary as shown by Electron Microscopy.
J. Embryol. exp. Morph., 13, 215-233
- BENOIT, J. (1930): Destruction des gonocytes primaires dans le blastoderme du poulet par les rayons ultraviolets, aux premiers stades du développement embryonnaire.
Proc. Intern. Congr. Sex Research, 2, 162-170
- BERENBERG-GOSSLER, H., v. (1912): Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am 3. und 4. Bebrütungstag mit besonderer Berücksichtigung der Kern- und Plasmastrukturen.
Arch. mikrosk. Anat., 81, 24-72
- BERENBERG-GOSSLER, H., v. (1914): Über Herkunft und Wesen der sogenannten primären Urgeschlechtszellen der Amnieten.
Anat. Anz., 47, 241-264
- BERENS v. RAUTENFELD, D. und BUDRAS, K.-D. (1975): Elektronenoptische Untersuchungen über Transsudationsvorgänge zwischen Blut- und Lymphkapillaren im Lymphobulbus des Kopulationsorgans beim Haushuhn (Gallus domesticus).
Anat. Histol. Embryol. Zbl. Vet. Med., Reihe C, 4, 274-287
- BISHOP-CALAME, S. (1965): Nouvelles recherches concernant le rôle du canal de Wolff dans la différentiation du mésonephros de l'embryon de poulet.
J. Embryol. exp. Morph., 14, 239-245
- BISHOP-CALAME, S. (1966): Etude expérimentale de l'organogénèse du système urogénital de l'embryon de poulet.
Arch.d'Anat. Microsc. et de Morph. exp., 55, 246-275
- BLOCKER, H. W. (1933): Embryonic History of the Germ Cells in Passer domesticus (L.).
Acta Zool. Stockholm, 14, 111-162
- BORNHAUPT, T. (1867): Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen.
Inaug. Diss. Dorpat
- BOUCEK, R. J. and SAVARD, K. (1970): Steroid Formation by the Avian Ovary in Vitro (Gallus domesticus).
Gen. comp. Endocrin., 15, 6-11
- BRADLEY, M. P. (1950): Early Embryology of the Chick.
McGraw-Hill Book Comp., Inc., New York, Toronto, London
- BRAMBELL, F. W. R. (1927): The Development and Morphology of the indifferent Gonad and of the Ovary.
Proc. Roy. Soc. London, Biol. Sc., 101, 391-409

- BRODE, M. D. (1928): The Significance of the Asymmetry of the Ovaries of the Fowl.
J. Morph., 46, 1-57
- BUDRAS, K.-D. (1972): Das Epoophoron der Henne und die Transformation seiner Epithelzellen in Interrenal- und Interstitialzellen.
Z. Anat. Entw.gesch., 46, 1-72
- BUDRAS, K.-D. und PREUSS, F. (1973): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur embryonalen und postembryonalen Genese der Eierstockszwischenzellen des Haushuhnes.
Z. Zellforsch., 136, 59-83
- BUDRAS, K.-D. und WOHLONEN, H. (1973): Der Einfluß der Bursa fabricii auf die Geschlechtsorgane des Junghuhns (*Gallus domesticus*) bei Stimulierung mit Gonadotropin (HCG und PMS) sowie licht- und elektronenoptische Untersuchungen zur Syntheserate von Kollagen, Grundsubstanz und Geschlechtssteroidhormonen im Ovar.
Anat. Hist. Embryol., 2, 156-186
- BUDRAS, K.-D. und HILDEBRAND, B. (1974): Reservezellfelder für Steroidhormon produzierende Zellen in der Nebenniere, im Hoden und Nebenhoden des Hahnes.
Z. Mikrosk. Anat. Forsch., Leipzig, 88, 809-835
- BUDRAS, K.-D. und SAUER, T. (1975a): Morphology of the Epididymis of the Cock (*Gallus domesticus*) and its Effect upon the Steroid Sex Hormone Synthesis.
Z. Anat. Entw.gesch. (in Vorbereitung)
- BUDRAS, K.-D. und SAUER, T. (1975b): Steroid Hormone Synthesis in the Tubuli epididymidis and the Transformation of the Ductuli aberrantes into Hormone Producing Noduli epididymidis in the Capsule of the Adrenal Gland of the Capon.
Z. Anat. Entw.gesch. (in Vorbereitung)
- CONNEL, C. J. (1972): The Effect of luteinizing Hormone on the Ultrastructure of the Leydig Cell of the Chick.
Z. Zellforsch., 128, 139-151
- COOKSEY, E. J. and ROTHWELL, B. (1972): The Ultrastructure of the Sertoli Cell and its Differentiation in the Domestic Fowl (*Gallus domesticus*).
J. Anat., 114, 329-345
- DANTSCHAKOFF, V. (1908): Untersuchungen über die Entwicklung des Blutes und Bindegewebes bei den Vögeln.
Anat. Hefte, 37, 473-589
- DANTSCHAKOFF, V. (1931): Keimzelle und Gonade.
Z. Zellforsch., 13, 448-510
- DANTSCHAKOFF, V. (1941): Der Aufbau des Geschlechts beim höheren Wirbeltier.
Fischer, Jena, 1941

- DOMM, L. V. (1927): New Experiments on Ovariectomy and the Problem of Sex Inversion in the Fowl.
J. exp. zool., 48, 31-173
- DOMM, L. V. (1929): Spermatogenesis following early Ovariectomy in the Brown Leghorn Fowl.
Raux'Arch. Ent.mech. der Organ., 119, 171-187
- DUBOIS, E. et CUMINGE, D. (1967): Aspect ultrastructural et histochimique des cellules germinales de l'embryon de poulet.
Bull. de la Soc. Zool. de France, 92, 112-122
- EGLI, T. (1876): Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. I. Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Kaninchen.
Inaug. Diss., Basel
- FELIX, W. (1891): Die erste Anlage des Excretionssystems des Hühnchens.
Habilschrift, Zürich
- FELIX, W. (1911): Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. Keibel und Malls Handbuch der Entwicklungsgesch. des Menschen, 2
- FIRKET, J. (1914): Recherches sur l'organogénèse des glandes sexuelles chez les oiseaux.
Anat. Ant., 46, 413-425
- FIRKET, J. (1920): Recherches sur l'organogénèse des glandes sexuelles chez les oiseaux. 2^{ème} partie.
Arch. de Biol. (Liège), 30, 393-516
- GANFINI, C. (1909): Sulle transformationi che subisce l'ovajo destro degli uccelli (Gallus) durante la vita embrionaria.
Arch. ital. di anat. e di embriol. T. 8, 14-26 (Firenze)
- GIER, H. T. and MARION, G. B. (1969): Development of Mammalian Testes and Genital Ducts. Biology of Reproduction, 1, 1-23
- GREENFIELD, M. L. (1966): The Oocyte of the Domestic Chicken shortly after Hatching studied by Electron Microscopy.
J. Embryol. exp., 15, 297-316
- GREENWOOD, A. W. (1925): Gonad Grafts in Embryonic Chicks and their Relation to Sexual Differentiation.
Brit. J. exp. Biol., 2, 165-187
- GROPP, A. and OHNO, S. (1966): The Presence of a Common Embryonic Blastema for Ovarian and Testicular Parenchymal (follicular, interstitial and tubular) Cells in Cattle (Bos taurus).
Z. Zellforsch., 74, 505-528
- GUNN, F. (1912): On the Presence of two Ovaries in Certain British Birds.
Proc. Zool. Soc. London, 1, 63-79

- HADJIOLOFF, A. L. und ANASTASSOVA - KRISTEVA, M. (1962): Zur Biologie des Sexualgewebes. I. Die Histiogenese der Gonaden und des Eierstocks bei Hühnerembryonen.
Acta morph. Acad. Sci. Hung., 11, 289-310
- HAMILTON, H. L. (1952): LILLIE's Development of the Chick.
Henry Holt and Comp., New York
- HARGITT, G. T. (1930): The Formation of the Sex Glands and Germ Cells of Mammals. III. The History of the Female Germ Cells in the Albino Rat to the Time of Sexual Maturity. IV. Continuous Origin and Degeneration of Germ Cells in the Female Albino Rat.
J. Morph., 49, 277-353
- HÖFTMANN, M. (1976): Inaugural Diss. Vet. Anat. Instit. der FU Berlin.
- HOFFMANN, C. K. (1893): Etude sur le développement de l'appareil urogénital des oiseaux.
Verh. d. Konink. Akad. van Wetenschappen to Amsterdam, Deel., 1, 1-54
- HUGES, G. C. (1963): The Population of Germ Cells in the developing Female Chick.
J. Embryol. exp. Morph., 11, 513-516
- ITO, S. and KARNOWSKY, I. (1968): Formaldehyde-Glutaraldehyde. Fixatives containing Trinitro Compounds.
J. Cell, Biol., 68, 168-169
- JANOŠIK, J. (1885): Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem.
Sitzungsber. Akad. Wiss. math.-nat., Wien, CI., Abt. 3, 91, 97-199
- KLÖPPEL, I. (1969): Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Beginn der Basalmembran- und Fibrillenbildung im Interzellularraum früher Hühnerembryonen.
Inaug. Diss. med. Fak. FU Berlin
- KOCH, W. (1926): Untersuchungen über die Entwicklung des Eierstocks der Vögel.
Z. Mikr. Anat. Forsch., Leipzig, 2, 1-43
- KUMERLOEVE, H. (1954): Das Urogenitalsystem der Vögel.
Veröff. Nat. Wiss. Osnabrück, 27, 86-134
- LEREBOULLET, A. (1851) : Anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés.
Verh. d. Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinischen Akad. Naturforsch., 15, Breslau und Bonn
- LILLIE, F. R. (1919): The Development of the Chick, 2nd Edition.
Henry Holt Comp., New York
- LIMBORGH, J., v. (1958): Le premier indice de la différenciation sexuelle des gonades chez l'embryon de poulet.
Arch. Anat. microsc. Morph. exp., 57, 79-90

- MIHALKOVIČS, V. G., v. (1885): Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Auszug III. Die Geschlechtsdrüsen.
Int. Monatsschrift. Anat. Physiol., 2, 387-433
- MOTTA, P. (1974): The Fine Structure of Ovarian Cortical Crypts and Cords in Mature Rabbits.
Acta anat., 90, 36-64
- NARBAITZ, R. (1971): Ultrastructural Aspects of Cortical Differentiation in chick Ovaries and Intersexual Gonads.
Z. Zellforsch., 118, 315-325
- NUSSBAUM, M. (1880): Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich.
Arch. mikrosk. Anat., 18, 1-121
- NUSSBAUM, M. (1901): Zur Entwicklung des Geschlechts beim Huhn.
Verh. Anat. Ges.: 15, 38-40
- PELLINIEMI, L. J. (1975): Ultrastructure of Gonadal Ridge in Male and Female Pig Embryos.
Anat. Embryol., 147, 19-34
- PFLÜGER, E. (1863): Die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen.
Fischer, Leipzig
- PRENANT, A. (1889): Contribution à l'histogénèse du tube seminifère.
Int. Monatsschr. Anat. Physiol., 6, 1-30
- PRENANT, A. (1890): Remarque à propos de la constitution de la glande génitale indifférente et de l'histogénèse du tube seminifère.
Comp. rend. Soc. Biol. Ser. 9, 2, 192-195
- PRESS, N. (1959): An Electron Microscope Study of a Mechanism for the Delivery of Follicular Cytoplasm to an Avian Egg.
Exp. Cell, Res., 18, 194-196
- PLÜSS, F. und BUDRAS, K.-D. (1972): Die reifen Eierstockszwischenzellen des Haushuhnes und ihre topographischen und ultrastrukturell-funktionellen Veränderungen.
Anat. Histol. Embryol. Zbl. Vet. Med. Reihe C, 1
- RATHKE, M.-H. (1824): Entwicklung der Geschlechtsteile der Fische, der Amphibien, der Vögel, der Säugetiere.
Neueste Schrift d. Naturforsch. Gesell. Danzig. Heft 4
- ROOSEN-RUNGE, E. C. (1961): The Rete testis in the Albino Rat: Its Structure, Development and Morphological Significance.
Acta Anat., 45, 1-30
- ROMANOFF, A. L. (1960): The Avian Ambryo. Structural and Functional Development.
McMillan Comp., New York

- ROTHWELL, B. and TINGARI, M. D. (1973): Ultrastructure of Seminiferous tubule in domestic fowl.
J. Anat., 114, 321-328
- RUBASCHKIN, W. (1908): Über das erste Auftreten und Migration der Keimzellen bei Vogelembryonen.
Anat. Hefte, 35, 243-261
- RUGH, R. (1964): Embryology. The dynamics of Development.
Harcourt Brace & World. Inc., New York, Burlingame
- SAUER, T. A. (1974): Genese und Struktur des Nebenhodens einschl. Rete testis beim Haushahn (Gallus domesticus).
Inaug. Diss. FU Berlin
- SCHEIB, D. und HAFFEN, K. (1968): Sur la localisation histoenzymologique de la 3β -hydroxystéroïde déshydrogénase dans les gonades de l'embryon de poulet; apparition et spécificité de l'activité enzymatique.
Annales d'embryologie et de morphogénèse. 1, 61-72
- SCHMIEGELOW, E. (1882): Studien über die Entwicklung des Hodens und Nebenhodens.
Arch. Anat. Physiol., 157-168
- SCHULZE, C. (1974): On the Morphology of the Human Sertoli Cell.
Cell. Tiss. Res., 153, 339-356
- SEMON, R. (1887): Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden.
Jena, Z. Naturwiss., 21, 46-86
- SEMPER, C. (1875): Das Urogenitalsystem der Plagistomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere.
Arbeiten aus dem Zool. Zootom. Inst. Würzb., 2, 195-509
- SERNOFF, D. (1874): Zur Frage über die Entwicklung der Samenröhrchen des Hodens und der Müllerschen Gänge.
Centralblatt für die med. Wissenschaften, 31, 65-93
- SIMON, D. (1957): La migration des cellules germinales de l'embryon de poulet vers les ébauches gonadiques; preuves expérimentales.
C. R. Soc. Biol., Paris, 151, 1576-1580
- SIMONE-SANTORO, J., de (1969): Ultrastructure of Chick Embryo Ovary During Differentiation and Organogenesis.
J. Microsc., 8, 739-752
- SONNENBRODT, H. (1908): Die Wachstumsperiode der Oocyte des Huhnes.
Arch. mikrosk. Anat., 72, 415-480
- STAHL, A. et CARLON, M. (1973): Morphogénèse des cordons sexuels et signification de la zone médullaire de la gonade chez l'embryon de poulet.
Acta anat., 85, 248-274

- STANLEY, A. J. and WITSCHI, E. (1940): Germ Cell Migration in Relation to Asymmetry in the Sex Glands of Hawks.
Anat. Rec., 76, 329-342
- STIEVE, H. (1924): Beobachtungen über den rechten Eierstock und den rechten Legdarm des Hühnerhabichts (*Falco palumbarius*) und einiger anderer Raubvögel.
Gegenbauers Morph. Jb., 54, 137-156
- SWARTZ, W. J. and DOMM, L. V. (1972): A Study on Division of Primordial Germ Cell in the Early Chick Embryo.
Am. J. Anat., 135, 51-62
- SWIFT, C. H. (1914): Origin and early History of the Primordial Germ Cell in the Chick.
Am. J. Anat., 15, 483-516
- SWIFT, C. H. (1915): Origin of the definitive Sex Cells in the Female Chick and their Relation to the Primordial Germ Cells.
Am. J. Anat., 18, 441-470
- SWIFT, C. H. (1916): Origin of the Sex Cords and Definitive Spermatogonia in the male Chick.
Am. J. Anat., 20, 375-410
- TSCHASCHIN, S. (1910): Über die Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vogelembryonen.
Anat. Anz., 37, 597-608
- UNSICKER, K. (1971): Über den Feinbau von Marksträngen und Markschläuchen im Ovar juveniler und geschlechtsreifer Schweine (*sus scrofa*, L.).
Z. Zellforsch., 114, 344-364
- VENABLE, J. H. und GOGGESHALL, R. (1965): A Simplified Lead Citrate Stain for Use in Electron Microscopy.
J. Cell Biol., 25, 407
- VENSKE, W. G. (1954): The Morphogenesis of the Testes of Chicken Embryos.
Am. J. Vet. Res., 15, 450-456
- WALDEYER, W. (1870): Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane.
Fischer, Leipzig
- WATZKA, M. (1957): Harn- und Geschlechtsapparat, weibliche Genitalorgane: Das Ovarium. In: Möllendorff, W. v., Handbuch der mikroskopischen Anatomie, 7/3, Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer
- WATZKA, M. (1961): Normale Entwicklungsgeschichte der Gonaden und der Geschlechtsgänge. Die Intersexualität.
(C. Overzier, ed.). Stuttgart, Thieme
- WILLIER, B. H. (1937): The Modification of Sex Development in the Chick Embryo by Male and Female Hormones.
Physiol. Zool., 10, S.101

- WILLIER, B. H. (1939): The Embryonic Development of Sex. Chapter III. Sex and Internal Secretion, 2, 64-144
- WITSCHI, E. (1951): Embryogenesis of the Adrenal and the Reproductive Glands.
Rec. Progr. Hormone Res., 6, 1-27
- WITSCHI, E. (1956): Development of Vertebrates.
W. B. Saunders Comp., Philadelphia-London
- WYBURN, G. M., JOHNSTON, H. S., AITKEN, R. N. C. (1966): Fate of the Granulosa Cells in the Hen's Follicle.
Z. Zellforsch., 72, 53-65
- ZAMBONI, L. and MERCHANT, H. (1973): Fine Morphology of Mouse Primordial Germ Cells in extragonadal Location.
Am. J. Anat., 137, 299-336

Herrn Professor Dr. K.-D. Budras fühle ich mich zu großem Dank verpflichtet, denn er stand mir während jeder Phase der Arbeit mit seinem wohlmeinenden Rat zur Seite.

Allen Mitarbeitern des Instituts für Veterinär-Anatomie, -Histologie und -Embryologie, die mir bei dieser Arbeit geholfen haben, besonders Frau Wohlöner, Frau Gemeinhardt und Frau Schubert, möchte ich an dieser Stelle meinen Dank aussprechen.

Lebenslauf

Am 30. 11. 1945 wurde ich als Sohn des Universitätslektors Dr. Karl Schmidt und seiner Ehefrau Lydia, geborener Dahl, in Arnshausen Krs. Gießen geboren. Im Anschluß an die vierjährige Volksschule besuchte ich die Liebig-Schule in Gießen, in deren sprachlichem Zweig ich am 1. 2. 1966 die Reifeprüfung ablegte. Ich begann das Studium der Tiermedizin an der Justus Liebig Universität Gießen und bestand am 15. 4. 1969 das Physikum. Das erste klinische Semester studierte ich an der Tiermedizinischen Fakultät der Maximilians-Universität München und setzte mein Studium im SS 1970 am Tierspital Zürich fort. Im gleichen Jahr leistete ich an der Royal Dick School of Veterinary Studies der Universität Edinburgh das klinische Praktikum ab. Am 17. 5. 1972 bestand ich das Tiermedizinische Fachexamen der Veterinärmedizinischen Fakultät und begann ein Zoologisches Aufbaustudium, das ich im SS 1973 in Berlin fortsetzte. Um mich in der Praxis auszuweisen und zugleich das Zweitstudium zu finanzieren, arbeitete ich während der Semesterferien als Tierarztstellvertreter in der Schweiz bei verschiedenen Praktikern. Im Frühjahr 1974 bat ich Herrn Professor Dr. K.-D. Budras aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie und -Embryologie um die Überlassung eines Dissertationsthemas und bewarb mich gleichzeitig um eine Assistentenstelle am selben Institut. Mittlerweile befaßte ich mich mit meiner zoologischen Diplomarbeit über die Frühentwicklung der Nebenniere und will im SS 1976 die Diplomprüfung ablegen.

